Vestnik zoologii, **44**(2): 137–162, 2010

УДК 598.112.23:575.2(477)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ И РИСУНКА ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ, *LACERTA AGILIS* (REPTILIA, SAURIA, LACERTIDAE): МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Т. И. Котенко, Е. Ю. Свириденко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: kotenko@izan.kiev.ua; helen_sv@rambler.ru

Получено 3 сентября 2009
Принято 9 февраля 2010

Изменчивость окраски и рисунка прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae): методические аспекты. Котенко Т. И., Свириденко Е. Ю. — Рассматриваются вопросы терминологии, связанной с изучением окраски и рисунка, типы расцветки прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758), признаки окраски и рисунка различных частей ее тела. Обобщены литературные данные и проанализирован оригинальный и музейный материал по морфам и аберрациям расцветки этого вида. Предложены названия для некоторых описанных ранее, но не обозначенных морф, приведены описания и названия новых морф и аберраций. На основании анализа 4370 экз. из Крыма, других регионов Украины и Таманского полуострова (Россия) выделено 129 фенов по основным признакам окраски и рисунка *L. agilis.*

Ключевые слова: *Lacerta agilis*, окраска, рисунок, терминология, изменчивость, аберрации, морфы, Украина.

Variability of Coloration and Pattern of the Sand Lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Sauria, Lacertidae): Methodic Aspects. Kotenko T. I., Sviridenko Ye. Yu. — Terminology related to colour pattern examination, as well as types of colour pattern of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) and characters of coloration and pattern of different parts of its body are considered. Literature data are summarised, original and museum materials are analysed on morphs and aberrations of this species colour pattern. For some previously described but not named morphs the names are proposed, and for new morphs and aberrations the descriptions and names are given. Based on the analysis of 4370 specimens from the Crimea, other regions of Ukraine and from the Taman' Peninsula (Russia), 129 phens of the main characters of *L. agilis* coloration and pattern are identified.

Key words: *Lacerta agilis*, coloration pattern, terminology, variability, aberrations, morphs, Ukraine.

Введение

Прыткая ящерица (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) является модельным объектом популяционных, фенетических и микроэволюционных исследований. Большая роль в этих исследованиях отводилась изучению окраски и рисунка. Четкий рисунок спины и других частей тела, значительная изменчивость этого рисунка и окраски давали возможность выделять у прыткой ящерицы большое число фенов, которые рассматривались как признаки–маркеры генотипического состава популяции (Баранов, 1973, 1978, 1982, 1984, 1988; Баранов и др., 1976; Стрельцов, 1978; Турутина, 1982; Яблоков, Ларина, 1985; Пикулик и др., 1988)[1]. Феногеографические исследования вида позволили не только определять границы популяций и изучать внутривидовую и внутрипопуляционную пространственную структуру (Турутина, Подмарев, 1978; Yablokov et al., 1980; Яблоков и др., 1981 а, б; Баранов, 1982, 1984; Турутина, 1982; Пикулик и др., 1988), но и провести реконструкцию микрофилогенеза вида (Yablokov et al., 1980; Яблоков и др., 1981 в; Баранов, 1982, 1984).

[1] Ввиду ограничений на количество цитируемых публикаций здесь и далее даны ссылки лишь на наиболее важные литературные источники.

Прыткая ящерица характеризуется крайне высокой вариабельностью окраски и рисунка, а также чешуйчатого покрова (фолидоза). Вследствие этого со времени первого описания вида различные исследователи описывали прыткую ящерицу в общей сложности почти под шестью десятками разных названий — видовых, подвидовых, морф и аберраций (Никольский, 1915; Mertens, Wermuth, 1960; Fuhn, 1967; Даревский и др., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Tuniyev, Tuniyev, 2008 и др.).

В пределах Украины и на сопредельных территориях встречается не менее 4 подвидов — *L. a. exigua* Eichwald, 1831, *L. a. tauridica* Suchow, 1926, *L. a. chersonensis* (Andrzejowski, 1832) и *L. a. argus* (Laurenti, 1768) или близкий к последнему еще не описанный подвид (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Kalyabina-Hauf et al., 2004), а также своеобразная форма *euxinica*. Последняя была описана из румынской части дельты Дуная как подвид *L. a. euxinica* Fuhn et Vancea, 1964 и выявлена позже на черноморском побережье Украины (соответственно Fuhn, Vancea, 1964 и Котенко, Таращук, 1982); впоследствии эту форму стали рассматривать как экотип подвида *L. a. chersonensis* (Bischoff, 1984: 45–46). Все подвиды прыткой ящерицы (включая *L. a. euxinica*) выделяли, прежде всего, на основании окраски, рисунка и фолидоза, т. е. именно эти группы признаков использовали при разработке внутривидовой таксономии. Ящерицы с резко выделяющимися типами окраски и рисунка рассматривались как отдельные цветовые морфы или аберрации.

Целью данной работы является ревизия методологии описания и первичного анализа комплекса признаков окраски и рисунка *L. agilis*, что необходимо для последующего сравнения по этим признакам различных популяций. Для этого нами решались такие задачи, как упорядочение терминологии, используемой при рассмотрении окраски и рисунка этого и других видов рептилий, анализ морф и аберраций расцветки и выделение признаков и фенов рисунка и окраски покровов.

1. Регион, материал и методы исследования

Основным регионом исследования был Крымский полуостров и сопредельные территории, а именно левобережная часть Херсонской обл. и о. Тузла (Украина), а также Таманский п-ов (Российская Федерация). Для более полного охвата проявления признаков использовали материал и из других регионов Украины. В общей сложности проанализированы 73 выборки прыткой ящерицы из Крыма, 71 выборка с остальной территории Украины и одна выборка с Таманского п-ова (из окр. с. Тамань Темрюкского р-на Краснодарского края), всего 4370 ос. Из них 3121 ящерица была добыта нами: около 70% — Е. Ю. Свириденко в 2000–2008 гг. в АР Крым, Херсонской обл. и на Таманском п-ове и около 30% особей — Т. И. Котенко в 1974–1979, 1982, 1984–1986, 1989, 1993, 1998–2007 гг. в Винницкой, Донецкой, Закарпатской, Запорожской, Киевской, Луганской, Одесской, Херсонской областях, АР Крым и на Таманском п-ове. Остальной материал составили 779 ящериц из коллекционных фондов Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея (ЗМ ННПМ, г. Киев), 105 — из фондов Зоологического музея Московского государственного университета (ЗМ МГУ), 207 ос., добытых О. В. Кукушкиным в Крыму, и 158 ос., добытых В. Н. Песковым и А. Ю. Малюк на севере и западе Украины.

Ящериц обрабатывали по признакам окраски, рисунка, фолидоза и морфометрическим признакам, но в этой работе мы рассматриваем лишь окраску и рисунок. Поскольку с возрастом окраска и рисунок *L. agilis* изменяются[2], для данного исследования отбирали лишь половозрелых особей. Окраску различных частей покровов тела сравнивали со шкалой цветов А. С. Бондарцева (1954). Хотя эта шкала недостаточна для точного описания окраски рептилий, однако именно ее использовали в исследованиях другие авторы и поэтому она взята нами за основу с целью получения сравнимых описаний.

Для уточнения расположения полос и линий на спине *L. agilis* и для оценки относительной продвинутости и примитивности разных вариантов рисунка (что важно для их рациональной классификации), в ЗМ ННПМ были просмотрены несколько десятков ящериц с хорошо выраженной полосатостью (преимущественно молодые особи) следующих видов рода *Lacerta* Linnaeus, 1758: средняя (*L. media* Lantz et Cyren, 1920), полосатая (*L. strigata* Eichwald, 1831), трехлинейчатая (*L. trilineata* Bedriaga, 1886), малоазиатская (*L. parva* Boulenger, 1887), западная зеленая (*L. bilineata* Daudin, 1802). Специфичный рисунок пиренейского подвида прыткой ящерицы *L. a. garzoni* Palacios et Castroviejo, 1975 анализировали по опубликованным черно-белым фотографиям 7 взрослых фиксированных ящериц (см. Palacios, Castroviejo, 1975) и по цветным прижизненным фотографиям (любезно присланы О. Аррибасом) 8 взрослых самцов и самок и 2 сеголеток.

При изучении окраски и рисунка прыткой ящерицы использованы методические подходы, разработанные А. С. Барановым (Баранов, 1973, 1978, 1982, 1984, 1988; Баранов и др., 1976). При выделении фенов во внимание принимали также работы других исследователей (Стрельцов, 1978; Пикулик и др., 1988). При обозначении признаков и фенов мы руководствовались имеющимися в литературе рекомендациями (Ларина, 1978; Яблоков, Ларина, 1985), поэтому при обозначении признаков было применено буквенное кодирование, фенов — буквенное или буквенное и числовое,

[2] У недавно родившихся особей отсутствует зеленый цвет, хорошо выражены спинные полосы и линии, но еще не развиты спинные пятна; по мере роста ящериц признаки приобретают состояние, характерное для взрослых особей (Банников и др., 1977; Пикулик и др., 1988; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; наши наблюдения).

при котором цифрами обозначался фен, буквами — признак, к которому данный фен относился. Для унификации и облегчения восприятия кодов признаков использованы начальные буквы их латинских названий. Поскольку сокращение L. в герпетологии принято для обозначения длины (L. — длина туловища с головой, L. cd. — длина хвоста, L. cap. — длина головы), для обозначения линий (на спине, хвосте, голове) мы использовали сокращение Lin., и соответственно сделали более длинными коды других признаков. Хотя длинные коды несколько громоздки, но зато они строго индивидуальны и позволяют легко узнавать названия признаков.

Выделение фенов рисунка и окраски прыткой ящерицы и первичную обработку материала осуществила преимущественно Е. Ю. Свириденко, она же подготовила исходные данные для составления таблицы 7; Т. И. Котенко изучила литературу, провела сравнительный анализ рисунка разных видов ящериц рода *Lacerta*, написала текст и подготовила таблицы, ей же принадлежит замысел работы.

2. Используемая терминология и обсуждение связанных с ней вопросов

2.1. Расцветка и ее типы

При рассмотрении окраски и рисунка мы столкнулись с неоднозначностью некоторых терминов и разным обозначением одних и тех же элементов как различными авторами, так и одним и тем же исследователем в разных публикациях или даже в различных частях одной и той же работы.

Совокупность признаков окраски и рисунка нередко обозначается как окраска не только на русском, но и на других языках (англ. coloration, нем. Färbung, рум. colorit и т. д.). Порой окраску и рисунок не различают и употребляют эти два слова произвольно, как синонимы. В статьях на английском языке часто встречается более удачное выражение colour pattern, объединяющее понятия окраски и рисунка. Потребность в обобщающем термине возникает, прежде всего, в работах, где окраска и рисунок являются предметом специального анализа. В таких работах окраску предлагают рассматривать как сочетание двух компонентов — цвета и рисунка (Баранов и др., 1976; Баранов, 1984 и др.). Напротив, в публикациях по систематике и фаунистике чаще всего различают окраску (как синоним цвета) и рисунок (соответствует англ. coloration and pattern, рум. colorit ϵi desen, нем. Färbung und Zeichnung — см., например, Bischoff, 1984 и Fritz, 2003). Непоследовательность в использовании данных терминов особенно характерна для монографии «Прыткая ящерица», где в главе по морфологии (Баранов и др., 1976) окраска рассматривается как комплекс цвета и рисунка, а в главе по систематике и внутривидовой структуре (Даревский и др., 1976) окраска дана как синоним цвета и идет наравне с рисунком. Примечательно, что у этих глав 6 общих соавторов, и среди них — А. С. Баранов.

Словарь русского языка (1985–1988) рассматривает окраску и цвет, а также рисунок и узор как две пары синонимов. Наши попытки найти в русском языке слово, объединяющее эти две категории, привели к слову «расцветка»: именно его словарь определяет как «сочетание цветов, подбор красок», в отличие от «окраски», определяемой как «цвет, оттенок». Учитывая изложенное выше, мы предлагаем в большинстве случаев говорить о самостоятельных категориях окраски и рисунка, и лишь в случае особой необходимости в обобщающем термине использовать слово «расцветка», которому в английском языке будет соответствовать словосочетание colour pattern.

Морфологическая аберрация (лат. aberratio) определяется как отклонение от нормы в строении — форме, окраске и др. (Словарь..., 1986). Термин обычно употребляется для обозначения индивидуальных уклонений от нормы. Морфа (греч. morphe, лат. morpha) — резко выделяющаяся по внешнему виду группа фенотипов внутри вида или популяции (Биологический..., 1986). Хотя морфологические аберрации и морфы являются своеобразными вариантами каких-либо признаков или группы признаков (в нашем случае, расцветки), оба термина используют и для обозначения отдельных особей или их групп, обладающих такими признаками. Понятия «аберрация» и «морфа» в определенной степени перекрываются, однако не являются тождественными, хотя порой и рассматриваются как синонимы (напр., Новоженов, 1982). Особи — носители аберраций могут считаться аберрантными до тех пор, пока они единичны или очень редки в популяциях. Если же рассматриваемая аберрация устойчиво воспроизводится в фенотипе значительного количества особей, то следует говорить уже о морфе, а не об аберрации. Граница между этими категориями весьма условна. В случае с прыткой ящерицей аберрациями можно считать *nigra* и *platini*, поскольку особи с такой расцветкой во всех популяциях встречаются очень редко. Остальные известные уклоняющиеся типы расцветки *L. agilis*, представленные в литературе как аберрации (см. ниже), следует считать морфами, по крайней мере в тех популяциях, где уклоняющиеся особи образуют заметную часть популяции.

В зарубежных работах аберрантных ящериц нередко называют мутантами (англ., фр. mutants, нем. Mutanten), а сами аберрации — мутациями, вариететами, фазами или типами окраски и рисунка (нем. Mutationen, Varietäten, Farbphasen — см. Bischoff, 1984: 45, 46; фр. phases, types de dessin-coloris — см. Fuhn, 1967: 229–231). Так называемые цветовые аберрации (цветовые морфы) на самом деле являются аберрациями комплекса окраски и рисунка, что отражено, в частности, и в публикациях на языках французском (см. выше) и немецком (Farb- und Zeichnungsmutanten — Bischoff, 1984: 25). В качестве синонима аберраций расцветки в русскоязычных публикациях также употребляли выражения «типы/формы/варианты окраски» (Баранов и др., 1976; Яблоков и др., 1981 а и др.). Учитывая, что термин аберрация означает отклонение от нормы, не следует его использовать применительно к ящерицам с

типичной для вида или подвида расцветкой, что нередко имело место (см. Сухов, 1948: 109; Баранов и др., 1976: 121 и рис. 40; Баранов, 1984: 11). Целесообразно, на наш взгляд, выделять типичных и аберрантных особей или типичные и уклоняющиеся морфы, а при специальном рассмотрении окраски и рисунка — типы расцветки, включающие типичный вариант (typicus) и ряд аберраций.

2.2. Рисунок

В отношении элементов рисунка *L. agilis* также нет единства взглядов. В публикациях, содержащих описания рисунка и окраски вида и его подвидов (т. е. в работах по систематике и внутривидовой структуре), типичный рисунок спины прыткой ящерицы представляется состоящим из одной или двух проходящих вдоль хребта темных полос с еще более темными пятнами на них и двух или трех окаймляющих эти полосы светлых линий; количество полос и линий зависит от подвидовой принадлежности ящериц (Банников и др., 1977; Даревский и др., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004 и др., а также рис. 1). В работах же по фенетике, где предметом анализа является индивидуальная и межпопуляционная изменчивость *L. agilis*, о спинных полосах вообще не говорят (рассматривают лишь расположенные здесь пятна), а линии называют полосами (Баранов и др., 1976; Баранов, 1973, 1978, 1982, 1984, 1988; Турутина, Подмарев, 1978). Это различие в подходах наиболее заметно в монографии «Прыткая ящерица» (1976) и отражено нами в таблице 1. Эта таблица демонстрирует не только существенные различия в терминологии между двумя главами указанной монографии, но и разнобой внутри каждой главы.

Относительно полос верхней поверхности тела ящериц отметим следующее. В роде *Lacerta* s. str. для большинства видов (хотя бы для ювенильных особей и части самок) характерны узкие, чаще всего светлые, полосы в количестве 2, 3 или 5, из которых 2 или 3 расположены на спине и еще по одной — на боках. Между узкими светлыми спинными (или всеми пятью) полосами расположены относительно широкие темные полосы, на которых по мере роста ящериц обычно формируются еще более темные пятна разного размера. Строго говоря, и узкий, и широкий продольные элементы рисунка являются полосами. Поэтому в литературе в случае упоминания одного из этих элементов его обычно называют полосой. Но в работах, где рисунок рассматривают подробно, целесообразно разные элементы обозначать разными словами. Например, узкую полосу называть полосой, а широкую — лентой или ремнем. Это примерно соответствует английским словам strip/stripe и band, обычно используемым для обозначения узких и широких продольных элементов рисунка. Но поскольку в публикациях на русском языке узкую полосу часто называют «линией», а широкую — исключительно «полосой» (Даревский и др., 1976; Банников и др., 1977; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), мы будем придерживаться именно такой терминологии. В немецком языке используют соответственно слова Linie и Band (Fuhn, Vancea, 1964; Bischoff, 1984), хотя и в литературе на западноевропейских языках нередко тоже нет четкости в применении терминов. Отметим, что при составлении латинских названий видов, имеющих в своем рисунке узкие светлые продольные элементы, использованы как «полосы» (*Lacerta strigata* Eichwald, 1831; *Mabuya striata* (Peters, 1844) и др.), так и «линии» (*L. bilineata* Daudin, 1802; *L. trilineata* Bedriaga, 1886; *Eremias lineolata* (Nikolsky, 1896) и др.).

В зависимости от количества спинных линий, спинных полос может быть одна или две. В случае прыткой ящерицы у подвидов западной (балканской) группы обычно имеются две линии и одна полоса, как у *L. a. agilis* (рисунок типа «*agilis*»), а у подвидов восточной (кавказской) группы — три линии и две полосы, как у *L. a. exigua* (рисунок типа «*exigua*»). Исключение составляет боснийская прыткая ящерица (*L. a. bosnica* Schreiber, 1912), относимая к западной группе подвидов, но имеющая рисунок «*exigua*»-типа (Даревский и др., 1976; Bischoff, 1984: рис. 4). Две спинные полосы, разделенные срединной линией, часто рассматривают как единую широкую (по сравнению с полосой «*agilis*»-типа) полосу или называют сдвоенной спинной полосой (см. Даревский и др., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).

Проанализировав рисунок прытких ящериц разных подвидов по литературным данным (Банников и др., 1977; Даревский и др., 1976; Bischoff, 1984, 1988; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) и учитывая филогенетические связи подвидов (Даревский и др., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), мы пришли к заключению, что в случае рисунка «*exigua*»-типа следует говорить о двух полосах, а не об одной широкой или сдвоенной полосе, разделенной светлой срединной линией. Обитающая на Северном Кавказе дагестанская прыткая ящерица (*L. a. boemica* Suchow, 1929), которая по внешней морфологии (Ройтберг, 1987) и митохондриальной ДНК занимает базальное положение в филогении вида (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004), имеет рисунок спины типа «*exigua*». Близкие к прыткой ящерице *L. media* и *L. strigata*, встречающиеся в том же кавказском центре видообразования, имеют на спине 3 линии и 2 полосы между ними. Поэтому мы полагаем, что спинные полосы у *L. agilis* в зависимости от типа рисунка могут быть представлены одной вертебральной полосой, проходящей по хребту (тип «*agilis*»), или двумя паравертебральными полосами (тип «*exigua*»), проходящими вдоль туловища с обеих сторон от хребта (табл. 2, рис. 1). Возможен, однако, и другой подход, при котором спинные полосы рассматриваются как основной фон спины, на котором располагаются пятна и линии: именно такая трактовка элементов рисунка вытекает из работ А. С. Баранова (1984 и др.).

Возвращаясь к таблице 1, укажем на нецелесообразность использования одного и того же названия («затылочная») для разных элементов рисунка — для полосы и линии. «Вертебральная» —

это латинизированный вариант слова «хребтовая», поэтому полоса и линии опять имеют фактически одинаковые названия. Неудачны и избыточны выражения «центральная хребтовая полоса» и «центральная дорсомедиальная полоса» (табл. 1), а также «среднезатылочная полоса» (Стрельцов, 1978). Неудачными представляются формулировки «боковые полосы спины» и «дорсолатеральные полосы» применительно к спинным (дорсальным) линиям, если учесть, что ящерица имеет бока и на них также могут быть полосы (точнее, линии). Выражение «боковые полосы» (в статье на англ. языке соответственно lateral stripes, см. Yablokov et al., 1989), наиболее часто используемое в работах А. С. Баранова по отношению к краевым линиям спины, без контекста непонятно, к тому же оно соседствует с выражением «боковые пятна», под которыми подразумеваются действительно пятна на боках туловища ящерицы (см. Баранов, 1984). Кстати, на латинском, английском и немецком языках «латеральный» (лат. lateralis, англ. и нем. lateral) определенно означает боковой и в зоологической и анатомической литературе используется применительно к бокам туловища/тела животного. Наиболее неудачно выражение «боковая линия», поскольку одноименный термин (лат. linea lateralis) является общепринятым для обозначения системы органов чувств рыб, круглоротых и некоторых земноводных. Подразделение спинных линий на теменные и затылочную выглядит также неудачно: в логическом завершении получаем выражения «теменные спинные линии» и «затылочная спинная линия». Однако если указанные выше неточности или нелогичности легко устранимы, то здесь ситуация сложнее.

На наш взгляд, спинные линии наиболее правильно и удобно подразделять на срединную (медиальную) и краевые (маргинальные), поскольку первая расположена по середине, вторые — по краям спины. Кстати, именно такие обозначения встречаются в известном определителе земноводных и пресмыкающихся (Банников и др., 1977) и иногда попадаются и в других изданиях (табл. 1). В подавляющем большинстве случаев, и тем более в научно-популярной литературе, вполне достаточно ограничиваться этими названиями. Но при детальном рассмотрении рисунка, особенно в сравнительном, онтогенетическом и филогенетическом аспектах, необходима более детальная и точная терминология. В этом отношении из публикаций на русском языке следует выделить работу Г. Ф. Сухова (1948), в которой использована наиболее четкая терминология и подчеркнуто различие между краевыми

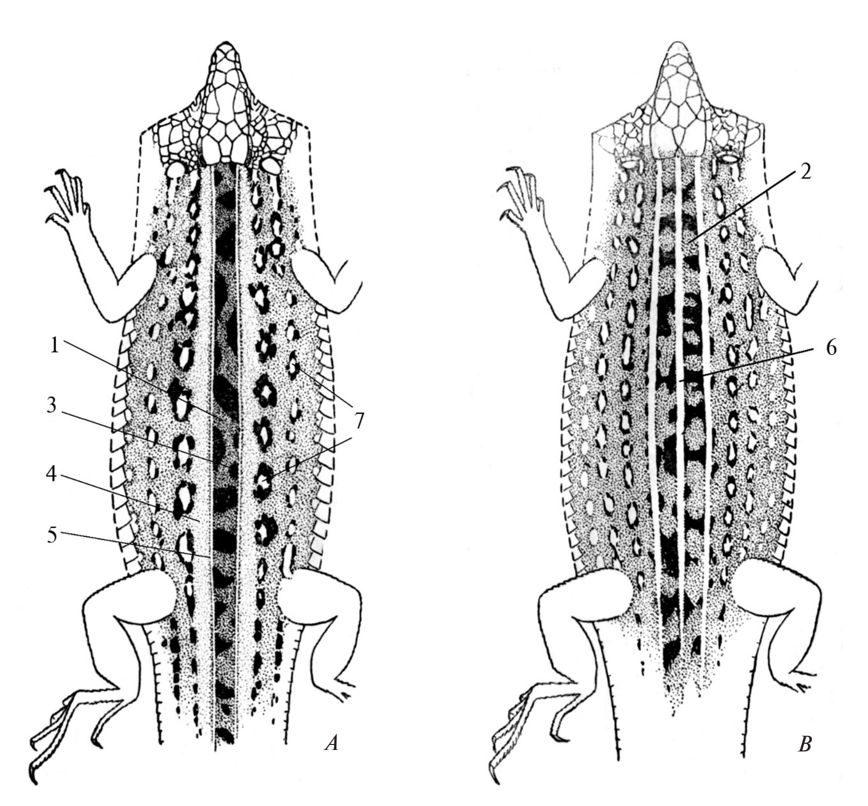


Рис. 1. Основные элементы рисунка верхней стороны тела прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*), по Г. Ф. Сухову (1948) с дополнениями: *A* — *L. a. chersonensis*, *B* — *L. a. exigua*; 1 — вертебральная полоса, 2 — паравертебральные полосы, 3 — дорсальные пятна, 4 — дорсолатеральные полосы, 5 — маргинальные дорсальные линии, 6 — медиальная дорсальная линия, 7 — ряды «глазков» на боках.

Fig. 1. The main elements of the body upper side pattern of the sand lizard (*Lacerta agilis*), according to G. F. Sukhov (Сухов, 1948) with some additions: *A* — *L. a. chersonensis*, *B* — *L. a. exigua*; 1 — vertebral band, 2 — paravertebral bands, 3 — dorsal spots, 4 — dorso-lateral bands, 5 — dorsal marginal strips, 6 — dorsal medial strip, 7 — rows of ocellated spots along sides.

Таблица 1. Названия продольных элементов рисунка спины прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*), используемые в русскоязычной литературе

Table 1. Designations of longitudinal elements of dorsal pattern of the sand lizard (*Lacerta agilis*) used in Russian-speaking literature

Узкие, обычно светлые, спинные полосы		Широкие темные спинные полосы	
Срединная	Краевые	Тип рисунка «*agilis*»	Тип рисунка «*exigua*»
	«Прыткая ящерица», гл. 2 (Даревский и др., 1976)		
Затылочная линия (часто исп.)*	Теменные линии (наиболее часто исп. для обоих типов рисунка)	Вертебральная полоса	Затылочная полоса
Хребтовая линия (часто исп.)	Верхневисочные линии (упомянуто 1 раз для типа «*exigua*»: с. 65)	Узкая спинная полоса	Широкая спинная полоса
Центральная линия	Теменные полосы	Темная спинная полоса (часто исп.)	Широкая сдвоенная [спинная] полоса
Сдвоенная спинная затылочная линия «*exigua*» (ошибочно)		Темная спинная полоса типа «*agilis*»	Темная сдвоенная спинная полоса типа «*exigua*»
Срединная линия	Краевые линии		Сдвоенная спинная полоса типа «*exigua*» (часто исп.)
Спинные линии; светлые продольные линии	Спинная полоса типа «*agilis*» (часто исп.)	Спинная полоса типа «*exigua*» (часто исп.)	
Светлые продольные полоски	Спинная полоса	Спинная полоса	
Спинные полосы		Спинные полосы	
	«Прыткая ящерица», гл. 3 (Баранов и др., 1976), а также А. С. Баранов (1973, 1978, 1982, 1984, 1988)		
Полосы спины (центральная и боковые); спинные полосы; линии спины (редко исп.)			
Центральная полоса (наиболее часто исп.)	Боковые полосы (наиболее часто исп.)		
Центральная спинная полоса (часто исп.)	Боковые полосы спины		
	М. М. Пикулик, В. А. Бахарев, С. В. Косов (1988)		
Светлые линии; светлые полоски	Темные полоски; темные полосы		
Центральная дорсомедиальная полоса	Дорсолатеральные полосы		
	С. А. Калябина-Хауф, Н. Б. Ананьева (2004)		
Хребтовая линия (наиболее часто исп.)	Теменные линии (наиболее часто исп.)	Темная спинная полоса	Сдвоенная спинная полоса типа «*exigua*»
Центральная хребтовая полоса	Боковые линии (редко)	Спинная полоса	Спинная полоса
Затылочная линия			
Срединная линия	Краевые линии		
	Г. Ф. Сухов (1948)		
Затылочная полоса (прерывистая для типа «*agilis*» и сплошная для типа «*exigua*»)	Теменные полосы (только для типа «*agilis*»)	Темная вертебральная полоса	[Для типа «*exigua*» не упоминается]
	Верхневисочные полосы (только для типа «*exigua*»)		

* исп. — используется (для названий, которые часто или наиболее часто используются в цитируемых литературных источниках).

спинными линиями у прытких ящериц, принадлежащих к разным группам подвидов, а также у других видов рода *Lacerta*[3]. В частности, указано, что у ящериц с рисунком типа «*agilis*» имеются теменные полосы (= линии), а у ящериц с рисунком типа «*exigua*», так же, как и у других видов рода *Lacerta* s. str., — верхневисочные; у видов с 5 линиями (*L. strigata* и т.п.) боковые называются подглазничными. Кстати, вполне четкое разделение краевых линий на теменные и верхневисочные имеется у В. Бишофа (Bischoff, 1984: 26, 46, 47), но при переводе на русский язык (см. Калябина-Хауф, Ананьева, 2004: 14) эта специфика была утеряна.

Название линии происходит от названия того щитка на голове, от которого линия начинается. При этом у ящериц рода *Lacerta* s. str. затылочная линия начинается от заднего края затылочного щитка (иногда заходит на щиток), теменная — от середины или наружной части заднего края теменного щитка (может заходить на щиток либо быть широкой и соответствовать половине или несколько более ширины теменного щитка по его заднему краю), верхневисочная — от заднего края заднего верхневисочного щитка или от конца шва между теменным и задним верхневисочным (у *L. a. exigua* верхневисочная линия может начинаться и от наружного края теменного щитка), при этом нередко линия заходит на шов между теменным и верхневисочными щитками или проходит по краю любых из этих щитков вдоль шва до глаза. Подглазничная линия (или соответствующий ей ряд «глазков» или белых пятен) начинается от заднего или переднего края подглазничного щитка (может начинаться даже перед этим щитком), проходя до ушного отверстия и продолжаясь после него вдоль туловища до хвоста, пролегая выше проксимальных концов передней и задней конечностей (Сухов, 1948: 104, 105, 107, 108, 115, 116; Баранов и др., 1976: 119 и рис. 39 б; Банников и др., 1977: 194; Bischoff, 1984: 26, 48, 49; наши наблюдения и уточнения по коллекционному материалу). В итоге нам не удалось избежать выражений типа «теменные спинные линии», и предлагаемая нами система обозначений элементов рисунка спины прыткой ящерицы имеет, с учетом латинских эквивалентов, следующий вид (табл. 2). Можно было бы в названиях спинных линий использовать префикс «post-», но такие названия не соответствуют традиционным, становятся громоздкими (например, lineae postsupratemporales) и их трудно переводить на русский язык, поскольку перевод «post-» как «задне-» не совсем отражает суть, а как «за-» («после-») обычно не используют. Кроме того, спинные линии нередко заходят на щитки головы, поэтому название, подчеркивающее расположение линии позади головных щитков, было бы не совсем точным.

Исследование большого количества особей *L. agilis* показало, что кнаружи от краевой спинной линии имеется полоса — узкая (может и вовсе отсутствовать) у ящериц с рисунком типа «*exigua*» и более широкая у особей с рисунком типа «*agilis*». Эти полосы, расположенные в месте перехода спины в бока, другие исследователи либо считали верхней частью боковой поверхности туловища, либо включали в состав маргинальных дорсальных линий, либо просто не обращали на них внимание[4]. От собственно бока такая спинно-боковая полоса отличается отсутствием рисунка — «глазков», других пятен и точек[5] и, как правило, более светлыми тонами, а от краевых спинных линий — иным, обычно более темным, цветом, нечеткими краями и, чаще всего, большей шириной. Таким образом, кроме общепринятых продольных элементов рисунка спины прыткой ящерицы нами были выделены дорсолатеральные полосы (табл. 2, рис. 1).

3. Результаты и обсуждение

3.1. Выделение признаков и фенов

Фен определяется либо как дискретный, обычно альтернативный, элементарный («простой») признак, неразложимый на составные части без потери качественного своеобразия, либо как дискретная, альтернативная, элементарная вариация (вариант) признака; в первом случае фен соотносится с геном, во втором — с его аллелями (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Ларина, 1978; Яблоков, Ларина, 1985 и др.). Мы придерживаемся второй точки зрения.

В ряде случаев бывает сложно определить, имеем ли мы дело с феном (элементарным и далее неделимым) или с группой фенов, в других случаях это не

---

[3] В своей статье Г. Ф. Сухов (1948) придал видовой ранг различиям между восточной и западной группами подвидов прыткой ящерицы и восстановил видовой статус ряда форм зеленых ящериц, а также подробно рассмотрел две основные аберрации расцветки *L. agilis* и гибриды между ними и между каждой из аберраций и типичной формой.

[4] Лишь у испанских исследователей мы встретили упоминание таких полос под названием bandas postparietales (Palacios, Castroviejo, 1975), но в состав этих полос авторы включили и краевые спинные линии, которые (как и срединную линию) отдельно они не выделяли и не называли. Из продольных элементов они описывали полосы центральную дорсальную (соответствует вертебральной), темпоральные (соответствуют более темной средней части боков) и упомянутые постпариетальные.

[5] О различиях между пятнами и точками и о своеобразной точечной окантовке полос и линий спины см. в разделе 3.3.

Таблица 2. Обозначения продольных элементов рисунка спины прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) на русском и латинском языках

Table 2. Nomenclature of longitudinal elements of dorsal pattern of the sand lizard (*Lacerta agilis*) in Russian and Latin

Тип рисунка спины	
тип «*agilis*»	тип «*exigua*»
Спинные (дорсальные) полосы — fasciae dorsales[1]	
Хребтовая (вертебральная) полоса — fascia vertebralis	Прихребтовые (паравертебральные) полосы — fasciae paravertebrales
Спинно-боковые (дорсолатеральные) полосы — striae dorso-laterales	
Спинные (дорсальные) линии — lineae dorsales	
Срединная (медиальная) линия — linea medialis	
Затылочная (окципитальная) линия — linea occipitalis[2]	Затылочная (окципитальная) линия — linea occipitalis
Краевые (маргинальные) линии — lineae marginales	
Теменные (париетальные) линии — lineae parietales	Верхневисочные (супратемпоральные) линии — lineae supratemporales

[1] На этих полосах обычно расположены темные пятна — maculae.

[2] У ящериц с рисунком типа «agilis» затылочная линия отсутствует, плохо выражена или прерывистая.

вызывает сомнений. Большие группы фенов являются сложными комплексами: к таким фенокомплексам мы относим компоненты расцветки (окраску и рисунок) и, вслед за А. С. Барановым и др. (Яблоков и др., 1981 а; Баранов, 1982, 1984, 1988), морфы и аберрации расцветки.

Анализируя расцветку прыткой ящерицы, мы выделили признаки и их группы, которые указаны в таблице 3. Фены перечислены в этой же таблице, а те из них, которые нуждаются в объяснении и/или слишком многочисленны (фены по окраске, пятнам спины, срединной и краевым спинным линиям), представлены в таблицах 4 и 5. Для статистической обработки и составления таблиц и графиков целесообразно кодировать признаки и фены. Все признаки, а также фены признаков с малым числом вариаций получили буквенные обозначения, а фены многовариантных признаков — числовые. Например, фен «спина зеленого цвета» получил код DOR vir, а фен «извилистая срединная спинная линия» — код Lmed 8.

3.2. Окраска

А. С. Баранов при описании окраски прыткой ящерицы первоначально выделил 8 цветов и оттенков: 3 коричнево-желтых и 5 зелено-голубых[6] (Баранов, 1973), а именно: темно-зеленый, ярко-зеленый, светло-зеленый, желтый, светло-коричневый, коричневый, темно-коричневый и красноватый (Баранов, 1984). Поскольку практика применения такой шкалы цветов показала субъективность восприятия разными исследователями цветовой гаммы, в качестве «дискретных признаков» этот автор учитывал только 4 варианта цвета: зеленый, коричневый, красноватый и черный (Баранов, 1973, 1984). Нами по основной окраске верхней стороны туловища (спины и/или боков) выделено 6 цветовых вариантов, по окраске нижней стороны туловища (брюха и/или нижней поверхности головы до воротника) — 8 (возможны 9), из них 1 вариант (черный) полностью совпадает в обеих группах и еще два (зеленый и буро-коричневый) совпадают частично (табл. 4). Вариант «серая окраска» отсутствовал в перечне цветовых вариаций

[6] Вероятно, здесь имела место опечатка, т. к. в диссертационной работе (Баранов, 1984) перечислены все 8 оттенков и они разбиваются на такие группы: 3 оттенка зеленого цвета и 5 коричнево-желтых тонов.

А. С. Баранова, но мы считаем его существенным и выделяем из группы «коричневых» тонов, поскольку он характерен для самок и некоторых самцов морфы *immaculata*, в серый цвет бывают также окрашены бока у самок и, изредка, самцов других морф, включая типичную. Вариант «коричнево-зеленая окраска» используется тогда, когда цвет трудно отнести однозначно к зеленому или коричневому. Наблюдается у самцов вне брачного периода и молодых самцов, поэтому в случаях, когда не нужна слишком дробная классификация вариантов окраски, мы относим его к зеленому цвету. Относительно окраски «горла» и брюха прыткой ящерицы следует также выделять голубой или синий цвет (caeruleus, cyaneus): так окрашены нижняя и боковые поверхности головы, горло, воротник и передняя часть груди у взрослых самцов и некоторых старых самок *L. a. boemica* (Даревский и др., 1976). В исследованных нами выборках особи с такой окраской отсутствовали, хотя в Крыму у некоторых самцов и самок наблюдался бледно-голубой цвет наружного ряда брюшных щитков и прилегающего к нему ряда туловищных чешуй, а у отдельных самцов и самок горло было голубых оттенков. У этих же и некоторых других ящериц иногда в передней части боков встречались бледно-голубые пятна типа «глазков». Одного взрослого самца с голубым горлом обнаружил в Горном Крыму и Н. Н. Щербак (1966).

Спина и бока могут быть примерно одинаковой окраски или заметно различаться, что является важным признаком, характеризующим отдельные формы. В частности, морфе *erythronota*[7] присущи красноватая окраска спины и зеленая, коричневая или серая — боков, а экотип *euxinica* подвида *L. a. chersonensis* характеризуется коричневой спиной у обоих полов и зелеными боками у самцов, в то время как у исходного подвида у самцов спина преимущественно зеленого цвета, как и бока. Поэтому мы выделили признак совпадения/несовпадения окраски спины и боков. Нижняя поверхность головы до воротника (иногда с включением передней части груди) также может отличаться по цвету от окраски брюха — именно на этом, главным образом, основано выделение aber. *viridocapitilis* (в этом случае окраска «горла» зеленая), но этот признак имеет второстепенное значение по сравнению с различиями в окраске спины и боков.

Как известно, морфа *erythronota* отличается от других морф и аберраций спиной красноватых оттенков, что отражено в названии (табл. 6). Однако чаще всего у особей этой морфы спина различных коричневых, бурых и даже серых оттенков. Поэтому более правильно характеризовать морфу *erythronota* как имеющую спину без зеленых тонов и без рисунка (табл. 7). В связи с этим можно было бы вообще не выделять цвет rub в окраске прыткой ящерицы, объединив его с bru, но в данном случае мы следовали традиционному подходу.

Пилеус бывает приблизительно того же цвета, что и спинные полосы, или другого цвета (например, спина зеленая, а пилеус буроватый); он может быть без пятен или с мелкими малозаметными пятнами, либо пестрым, с хорошо выраженными темными (темно-коричневыми, темно-бурыми, черными) пятнами, которые могут сливаться в сплошной темный цвет пилеуса. Окраску (и рисунок) пилеуса могут разнообразить светлые линии, заходящие на голову со стороны спины (см. раздел 2.2 и табл. 3, 5).

Светлые спинные линии могут быть разных тонов: у особей с зеленой верхней стороной тела они чаще всего бледно-зеленые, голубовато-зеленоватые, травяно-зеленые или синевато-зеленые (в любом случае светлее и другого оттенка по сравнению со спинными полосами), у особей с зеленой спиной и серыми или коричневыми боками только срединная линия зеленых оттенков, а краевые — серых

[7] В большинстве публикаций данная морфа обозначена как *erythronotus*, что грамматически неверно (см. табл. 6, прим. 3).

тонов, у ящериц же с коричневой или серой спиной все линии различных светлых серых оттенков (пепельно-серого, бледно-пепельного, бледно-серого, бледно-серовато-фиолетового, дымчатого, серого, мышино-серого), беловатые, почти белые, а также темно-дымчатые, бледно-песочные, бежевые (песочные) или светло-бурые. Дорсолатеральные полосы тоже варьируют по окраске. Так, у ящериц с зеленой верхней стороной тела они обычно малозаметны и отличаются от маргинальных дорсальных линий и боков лишь оттенком зеленого цвета. Наиболее широкие и одновременно контрастные спинно-боковые полосы у ящериц с рисунком типа «*agilis*» и коричневой верхней стороной тела в некоторых популяциях Западной Украины: совсем светлые маргинальные линии отделены от боков буро-коричневых тонов дорсолатеральными полосами серых оттенков.

Спинные пятна бывают черного, темно-коричневого, темно-бурого, темно-умбрового, темно-каштанового цвета, реже — светлее и с буровато-ржавым или оливковым оттенками. Темные пятна на боках и окантовка «глазков» обычно тех же тонов, что и пятна на спине. Внутренняя часть «глазков» и светлые пятна боков — белые, беловатые, бледно-серые, пепельно-серые, дымчатые, бледно-серовато-фиолетовые, бледно-голубые, голубовато-зеленоватые, реже песочные и бледно-песочные; при этом нередко в передней части тела они голубоватых или зеленоватых тонов, а в задней части — буровато-серых тонов.

3.3. Рисунок

При изучении внутривидовой изменчивости и таксономии прыткой ящерицы в фенокомплексе рисунка наибольшее значение имеет рисунок спины. Поэтому мы подробно рассматривали варианты срединной и краевых спинных линий и пятнистости спины, в меньшей степени — рисунок боков, головы и брюха (табл. 3 и 5). Светлые линии и темные полосы спины в той или иной степени продолжаются и на хвосте, светлые пятна, «глазки» и темные пятна и точки имеются и на верхней поверхности конечностей, однако рисунок этих частей тела мы учитывали частично или не анализировали вовсе (табл. 3).

Большое значение имеет отсутствие отдельных элементов рисунка на спине: только пятен, пятен и точек, линий, линий и пятен, линий и пятнистости (пятен и точек), а также отсутствие рисунка на всей верхней стороне туловища. Такие варианты рисунка сами по себе или в сочетании с определенной окраской являются определяющими признаками различных морф. Отметим, что у многих особей кроме пятен имеется и некоторое количество точек. Но наличие последних на спине или спине и боках туловища имеет существенное (диагностическое) значение лишь при отсутствии там пятен, и только для двух аберраций (*maculata* и *quinquelineata*) характерно значительное участие и пятен, и точек в рисунке спины (см. ниже и табл. 6 и 7).

Сравнение фенов, выделенных нами и другими авторами по пятнистости спины, срединной и краевым спинным линиям, показало следующее. Наиболее подробные схемы содержат фены, не наблюдавшиеся нами: темная сплошная срединная линия и светлая сплошная срединная линия с утолщением/расширением (Баранов и др., 1976; Баранов, 1978, 1982, 1984, 1988; Yablokov et al., 1980; Пикулик и др., 1988). Два варианта светлой сплошной срединной линии, не продолжающейся на хвост (линия просто обрывается или заканчивается пятном), нами учитывались как один. Вместе с тем наш список содержит фены, не наблюдавшиеся или не выделявшиеся другими исследователями. Это следующие фены (табл. 5): для спинных пятен — № 1, 2, 6, 12, 14–17; для светлой срединной спинной линии — № 2, 4, 8, 12, 13, 17–20, 22–25; для краевых спинных линий — № 3, 4, 12–15, 17, 19, 20, 22. Кроме того, мы наблюдали темные краевые линии (в частности, прерывистые), не отмечавшиеся другими авторами. Срединную и краевые линии,

Таблица 3. Основные признаки окраски и рисунка покровов тела[1] прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*), по нашим данным

Table 3. Main characters of body[1] coloration and pattern of the sand lizard (*Lacerta agilis*) according to our data

Компонент расцветки (феноком-плекс)	Группа признаков (группа фенов)	Признак[2] и его обозначение (группа фенов или фен)	Основные варианты признака (фены)
Окраска	Основная окраска верхней стороны тела[1]	DOR (dorsum) — окраска спины[3]	6 вариантов (см. табл. 4).
		LAT (latera) — окраска боков[4]	6 вариантов (см. табл. 4).
		DOR: LAT — совпадает ли окраска спины и боков	2 варианта: да или нет.
		PIL (pileus) — окраска пилеуса	2 варианта: окраска пилеуса примерно соответствует окраске спинных полос или иная.
	Основная окраска нижней стороны тела[1]	JUG (jugulum) — окраска «горла»[5]	8 (9) вариантов, включая голубой (см. табл. 4).
		VEN (venter) — окраска брюха	7 (8) вариантов, исключая голубой (см. табл. 4).
		JUG: VEN — совпадает ли окраска брюха и «горла»[5]	2 варианта: да или нет.
Рисунок	Рисунок[2] спины	Fas. dor. (fasciae dorsales) — спинные полосы	2 варианта: хорошо видны или незаметны. Это зависит от контрастности полос и линий и наличия или отсутствия окантовки полос черными точками (такое окаймление рассматривается применительно к спинным линиям, см. табл. 5).
		Str. dor-lat. (striae dorso-laterales) — спинно-боковые полосы	3 варианта: полосы хорошо выражены, плохо выражены или отсутствуют. 3 варианта пятнистости этих полос (черные точки густо расположены вдоль краевой спинной линии, образуют прерывистую окантовку или немногочисленны, отсутствуют вовсе) рассматриваются применительно к краевым линиям (см. табл. 5).
		Mac. dor. (maculatio dorsi) — пятнистость спины[6]	Пятнистость отсутствует или присутствует, в виде только точек, точек и пятен или преимущественно/исключительно в виде пятен; пятна размытые (1 вариант) или четкие (17 вариантов, см. табл. 5).
		Lin. med. (linea medialis) — срединная спинная линия	Линия отсутствует или присутствует, темная (1 вариант: прерывистая) или светлая; светлая: прерывистая (10 вариантов) или сплошная; сплошная: слабо выраженная (1 вариант: присутствует) или четкая (13 вариантов), см. табл. 5.
		Lin. mar. (lineae marginales) — краевые спинные линии	То же, что и для Lmed, но для светлых прерывистых линий 6 вариантов, а для светлых четких сплошных линий — 12 вариантов (см. табл. 5).
	Рисунок боков туловища	Oce. (ocelli) — «глазки»: светлые пятна с темной окантовкой (широкой или узкой, полной или частичной)	3 варианта: хорошо выражены и расположены в 1–4 (обычно 2–3) ряда, имеются только по бокам шеи, отсутствуют. Первый вариант может быть детализирован по числу рядов и «глазков» в них.

[1] Окраска и рисунок конечностей и окраска хвоста нами не рассматривались.

[2] Признаки рисунка часто называют его элементами (см. Баранов, 1984, 1988).

[3] Окраска спины учитывалась по цвету спинных полос и, частично, спинных линий и спинно-боковых полос (в случаях, когда все эти элементы мало отличались по цвету).

[4] Окраска боков учитывалась по доминирующему цвету фона.

[5] Под условным названием «горло» подразумевается нижняя сторона головы до воротника включительно.

[6] Без учета черных точек, образующих окантовку продольных элементов спины.

Окончание табл. 3

Компонент расцветки (фенокомплекс)	Группа признаков (группа фенов)	Признак[2] и его обозначение (группа фенов или фен)	Основные варианты признака (фены)
		Mac. lat. (maculatio lateris) — пятнистость бока иного характера	4 варианта: светлые пятна (без темной окантовки), темные пятна (помимо окантовки «глазков»), только темные точки, пятнистость отсутствует.
		Lin. lat. (liniae lateris) — линии на боку: светлые пятна или «глазки» сливаются в 1—2 линии	3 варианта: линии длинные, короткие (менее половины расстояния между конечностями), отсутствуют.
	Рисунок головы[1]	Mac. pil. (maculae pileusi) — темные пятна на пилеусе	2 варианта: пятна (коричневые или черные) отсутствуют или малозаметны; пятна хорошо заметны.
		Lin. cap. (liniae capitis) — светлые линии, заходящие на голову со стороны спины	Отдельно нами не рассматривались. Фены, отражающие эти линии, учтены при рассмотрении спинных линий (см. табл. 5, фены № 2).
		Fig. aur. (figura regionis auricularis) — рисунок ушной области	Нами не рассматривался.
	Рисунок брюха	Mac. ven. (maculae ventris) — пятнистость брюха	3 варианта: брюхо густопятнистое — dm (densimaculatus), редкопятнистое — sm (sparsimaculatus), без пятен — im (immaculatus).
	Рисунок хвоста	Lin. cd. (lineae caudae) — линии на хвосте	Отдельно нами не рассматривались. Фены, отражающие рисунок хвоста, учтены при рассмотрении спинных линий (см. табл. 5, фены № 4 и 17).

прерывающиеся пятном, мы относили к вариантам «прерывистые в 1—2 местах», а не к специфичному варианту сплошных линий, как это ранее принимали (Yablokov et al., 1980; Баранов, 1982, 1984, 1988). Слившиеся в продольном направлении пятна спины мы рассматривали в четырех вариантах (фены № 9—12 в табл. 5), другие исследователи — в двух (соответствует нашим № 9+10 и № 11, см. Yablokov et al., 1980; Баранов, 1982; Пикулик и др., 1988) или объединяли эти 3 варианта с феном № 8 (Баранов, 1984). Мы также выделили 5 фенов по спинным и спинно-боковым полосам (табл. 3).

Что касается пятен спины, то А. С. Баранов вначале различал точечные пятна (размером в 1—2 спинные чешуи) и остальные (Баранов и др., 1976; Баранов, 1978; Yablokov et al., 1980, 1982), а позже делил все пятна на мелкие, охватывавшие менее 5 чешуй, и крупные, покрывавшие 5 и более чешуй (Баранов, 1984). Белорусские исследователи (Пикулик и др., 1988) точечные пятна выделяли в отдельный фен. А. Б. Стрельцов (1978) разделял пятна на мелкие, средние и крупные, что, по-видимому, соответствует нашему делению на «точки» (точечные пятна), мелкие и крупные пятна. Принятые нами размеры этих элементов, выраженные в количестве чешуек, составляют 1—3, 4—7 и более 7 (табл. 5). Точки мы противопоставили остальным пятнам потому, что некоторые морфы (или, согласно другой точке зрения, гибриды между основными морфами) характеризуются именно наличием точек при отсутствии других типов пятен (см. ниже и табл. 7).

У некоторых ящериц вместо или помимо обычных точек и пятен спины, расположенных более или менее хаотично в пределах спинных полос, имеются точки, сконцентрированные по самому краю полос, вследствие чего образуется пунктирная или сплошная окантовка спинных линий. Такая же окантовка может быть и с внешней стороны краевых спинных линий — за счет точек, расположенных вдоль внутреннего края спинно-боковых полос. Хотя точки окантовок по своему

Таблица 4. Варианты окраски тела[1] прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*), по нашим данным
Table 4. Variants of body[1] coloration of the sand lizard (*Lacerta agilis*) according to our data

Преобладающий цвет и его обозначение[2]	
Спина и/или бока	Брюхо и/или «горло»[3]
Vir (viridis) — зеленый (разных оттенков и насыщенности, в том числе желто-зеленый).	Vir (viridis) — зеленый (травяно-зеленый). Cae-vir (caerulescenti-viridis) — голубовато-зеленый, а также зеленовато-серый. Можно объединить с зеленым.
Bru (brunneus) — коричневый (коричневый и бурый разных оттенков и насыщенности, но без красноватых оттенков, а также бежевый, или песчаный).	Fus (fuscus) — бурый (с терракотовым и медным оттенками), редко.
Rub (rubellus, rubescens) — красноватый (красновато-бурый, буровато-красный, красновато-коричневый, ржаво-коричневый, ржаво-бурый, кирпичный).	Fla (flavus) — желтый (желтый, бледно-медовый, лимонно-желтый и т. п.). Fla-vir (flavo-virens, viridulo-flavus) — желто-зеленый, зеленовато-желтый, серовато-желтый. Можно объединить с желтым.
Bru-vir — «коричнево-зеленый» (промежуточный цвет между коричнево-бурыми и зелеными тонами). Можно объединить с зеленым.	Cae (caeruleus) — голубой (голубой, синий), редко.
Gri (griseus) — серый (мышино-серый, серый, серовато-фиолетовый, бледно-серовато-фиолетовый, свинцово-серый, дымчато-серый, темно-дымчатый, буровато-серый, зеленовато-серый, оливково-серый).	Pal (pallidus) — бледный (беловатый, беловато-серый, палевый; лососевый, темно-телесный, розовато-лиловый, мраморно-розовый) — светлая окраска, отличная от зеленых и желтых тонов. Можно разбить на 2 группы: беловатые и сероватые тона (3 первых) и розовато-лиловые (4 последних).
Nig (niger) — черный, очень редко.	Nig (niger) — черный, очень редко.

[1] Окраска хвоста и конечностей, а также боковой и верхней сторон головы не рассматривалась.
[2] Латинские и русские названия цветов даны согласно А. С. Бондарцеву (1954); для Rub также приведены названия, указанные в литературе.
[3] См. примечание 5 к таблице 3.

происхождению связаны с соответствующими полосами, а не линиями спины, чисто технически их удобнее рассматривать как окантовку линий. В результате были выделены фены № 12—15 (табл. 5).

При изучении изменчивости рисунка у ящериц, принадлежащих к типичным морфам (*agilis* и *exigua*), полезным бывает попарное объединение двух из четырех наиболее часто встречающихся фенов пятнистости спины и анализ получившихся таким образом четырех комбинаций. В этом случае можно говорить о таких вариантах рисунка спины: густо крупнопятнистый — dgm (dense grandimaculatus), редко крупнопятнистый — sgm (sparse grandimaculatus), густо мелкопятнистый — dpm (dense parvimaculatus) и редко мелкопятнистый — spm (sparse parvimaculatus) (при составлении названий перечисленных вариантов латинские и русские синонимы подбирали так, чтоб каждая аббревиатура состояла из трех различных букв). Можно также объединить фены спинных линий № 6—11 в одну группу фенов, отражающих «сложные» (трансформированные, атипичные) линии, противопоставив их остальным фенам, соответствующим «простым» (более или менее типичным) линиям.

На боках туловища у прыткой ящерицы обычно имеются 1—4 ряда светлых пятен в темной окантовке (так называемых «глазков») или без нее, либо темные пятна и/или точки; нередко одновременно присутствуют и «глазки», и пятна/точки. Иногда светлые пятна, чаще всего в передней части туловища, как бы сливаются в сплошную линию, хотя с онто- и филогенетической точек зрения правильнее было бы рассматривать пятна как расчлененные линии. Наконец, рисунок на боках может полностью отсутствовать, что характерно для морфы *immaculata*. По рисунку

Таблица 5. Варианты рисунка спины прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*), по нашим данным
Table 5. Variants of dorsal pattern of the sand lizard (*Lacerta agilis*) according to our data

Срединная (ССЛ) и краевые (КСЛ) спинные линии (светлые, четкие)			Пятна спины (четкие)
Фены			
Сплошные линии	**ССЛ**	**КСЛ**	
1*. Выражены на всем протяжении спины	+	+	1. Часто расположенные (многочисленные)
2*. Заходят на голову[1] (*только для КСЛ)	+	+	2. Редко расположенные (малочисленные)
3*. Не доходят до головы (*только для ССЛ)	+	+	3*. Мелкие (охватывают 4–7 чешуек)[5]
4. Длинные: продолжается на основание хвоста[2] (для ССЛ) или проходят вдоль всего хвоста (для КСЛ)	+	+	4*. Крупные (охватывают более 7 чешуек)
			5*. Угловатые (близки к форме прямоугольника)
			6. Неправильной сложной формы
5*. Извилистые на отдельных участках или на всем протяжении (в т. ч. за счет огибания пятен)	+	+	7*. Округлые
			8*. Сливаются в поперечном направлении
6*. Петлевидные (образуют продольно вытянутые петли на любом участке линии)	+	+	9*. Сливаются частично в продольном направлении, оставляя большие просветы
7*. Раздваивается спереди и подходит к теменным щиткам двумя ветвями, образуя вилку	+	–	10*. Сливаются в любых направлениях, оставляя небольшие просветы
8. Двойная (параллельно идут две линии на значительном протяжении спины)	+	–	11*. Сливаются между собой полностью, образуя сплошную полосу
9*. Тройная[3] (параллельно идут три линии на значительном протяжении спины)	+	–	12. Сливаются так, что образуются сплошные, обычно зазубренные, полосы вдоль краевых спинных линий, а середина спины остается чистой, без пятен
10*. Имеют перемычки, соединяющие срединную и краевые спинные линии	+	+	
11*. Имеют боковые веточки	+	+	13*. Оторочены светлой каймой
12. Окаймлены черными линиями, состоящими из густо расположенных точек[4] («сплошная» окантовка)	+	+	14. Со светлым пятном внутри, в результате чего образуются пятна типа «глазков»
13. Окаймлены черными линиями, состоящими из отдельных точек и/или штрихов[4] (прерывистая окантовка)	+	+	15. С просветом цвета спинной полосы внутри (кольцевые пятна)
			16. Каждое пятно приурочено к одному фрагменту прерывистой линии
14 и 15. Окаймлены разнородными черными линиями: прерывистой снаружи, «сплошной» изнутри, или наоборот (2 фена)	–	+	17. Представлены темными штрихами, окаймляющими светлые дорсальные линии с одной или двух сторон
Прерывистые линии	**ССЛ**	**КСЛ**	**Примечания**
16*. Пунктирные[4] (прерывистые) на всем протяжении спины	+	+	[1] Срединная линия заходит на затылочный щиток, краевая линия — на теменной, верхневисочные или на шов между первым и вторыми (подробнее в тексте).
17. Пунктирные длинные: продолжается на основание хвоста[2] (для ССЛ) или проходят вдоль всего хвоста (для КСЛ)	+	+	[2] Длинная срединная спинная линия заканчивается обычно на уровне колена вытянутой назад задней конечности или несколько ранее.
18. Пунктирная короткая (обрывается, не доходя до уровня задних конечностей)	+	–	
19. Пунктирная, прерываемая также темными пятнами	+	+	[3] Тройная срединная спинная линия отличается от трех линий аберрации *quinquelineata* близким расположением крайних линий к центральной.
20. Прерывается в 1–2 местах	+	+	
21*. Прерывается в 1–2 местах темными пятнами	+	+	[4] Хотя Словарь русского языка (1985–1988) определяет пунктир как прерывистую линию, образуемую точками или короткими черточками (штрихами), мы разделяем эти два варианта под условными названиями «линия из точек» и «пунктирная линия», или «пунктир».
22. Представлена 1–4 короткими фрагментами	+	+	
23. Петлевидная (образуют продольно вытянутые петли на любом участке линии)	+	–	[5] Еще более мелкие пятна (в 1–3 чешуйки) считались точками.
24. Двойная пунктирная (параллельно идут две линии на значительном протяжении спины)	+	–	* Звездочкой отмечены фены, выделявшиеся и другими исследователями.
25. Тройная[3] пунктирная (параллельно идут три линии на значительном протяжении спины)	+	–	

Таблица 6. Морфы и аберрации расцветки прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) по литературным данным
Table 6. Morphs and aberrations of the coloration pattern of the sand lizard (*Lacerta agilis*) considered in previous publications

Латинское название формы в оригинальном написании[1]	Аберрация или морфа / тип расцветки / фенокомплекс			Примечание
	Перевод названия на русский язык[2]	Принятое или **предлагаемое** название	Краткое описание расцветки	
1. *Seps ruber* Laurenti, 1768	красный	*erythronota*[3] (= *rubra*)	Бока бурые, спина красновато-коричневая/цвета ржавчины (по: Laurenti, 1768).	См. *L. agilis erythronotus* и *L. agilis* var. *rubra*.
2. *Lacerta agilis erythronotus* Fitzinger, 1826	красноспинный (от греч. erythros — красный и греч. notos — спина)	*erythronota*[3]	Спина до верхнего ряда боковых глазков одноцветная, ржаво-коричневого, красновато-коричневого, красно-бурого или кофейного цвета, без рисунка; бока как у типичной формы (по: Сухов, 1948; Барнов и др., 1976). Автор названия (Fitzinger, 1826) дал лишь его перевод, т. е. немецкий эквивалент.	*L. agilis erythronotus* Fitzinger является старшим синонимом *L. agilis* var. *rubra* Boulenger (Сухов, 1948) и замещающим названием (nomen substitutum) для *Seps ruber* Laurenti (Mertens, Wermuth, 1960).
3. *Lacerta stirpium* var. *atra* F. Müller, 1878[4]	черная (как сажа, матовая)	возможно, соответствует aber. *nigra*	Мюллер (Müller, 1878) не дает описания вариетета и приводит лишь его название (т. е. это nomen nudum).	Согласно Бишофу (Bischoff, 1984), не соответствует полным меланистам. Дюриген (Dürigen, 1897) относил var. *atra* к var. *melanonota.*
4. *Lacerta agilis* var. *rubra* (Laurenti, 1768), в понимании Бедряги (Bedriaga, 1886)	красная	*rubra* (= erythronota[3])	На спине и хвосте широкая медно-красная полоса обычно без пятен; бока зеленоватые (самцы), коричневатые (самки) или серо-коричневые (оба пола) с 2–3 рядами беловатых пятен в темной окантовке (по Bedriaga, 1886). Форма отличается красновато-коричневой или кирпично-красной спиной без пятен (по: Boulenger, 1887).	Сухов (1948) дает var. *rubra* Boulenger (как синоним aber. *erythronotus* Fitzinger), но Буланже (Boulenger, 1887) ссылается на var. *rubra* Bedriaga, 1886. Бедряга же приводит var. *rubra* Laur. и дает подробное описание этой формы (см. Bedriaga, 1886).
5. *Lacerta agilis* var. *immaculata* Dürigen, 1897	без пятен	*immaculata* (= *concolor*)	Спина и бока одноцветные, без рисунка: у самок и молодых самцов мышино-серого цвета, у взрослых самцов — ярко-зеленого (по: Сухов, 1948; Баранов и др., 1976), либо у обоих полов от бежевого и светло-оливково-коричневого до оливково-зеленоватого цвета (Fuhn, Vancea, 1964; Fuhn, 1967).	Aber. *immaculata* рассматривается как старший синоним aber. *concolor* (см. Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). Описание Дюригена (Dürigen, 1897): спинная полоса темно-коричневая, окаймлена светлыми линиями, бока темные, какие-либо пятна отсутствуют.
6. *Lacerta agilis* var. *melanonota*[5] Dürigen, 1897	черноспинная (от греч. melas/melanos — черный и греч. notos — спина)	*melanonota*[5]	Густо-черная спинная полоса окаймлена беловато-серыми линиями, бока как у var. *nigricans*, хвост с 8 темными и светлыми продольными полосками, голова сверху коричневая, горло и брюхо грязно-белые (по: Dürigen, 1897).	Согласно Бишофу (Bischoff, 1984), var. *melanota* не соответствует полным меланистам, с чем мы, безусловно, согласны. На наш взгляд, ее можно считать отдельной аберрацией.
7. *Lacerta agilis* var. *nigricans* Dürigen, 1897	черноватая		Темно-коричневая или черная пятнистость на боках и конечностях развита настолько сильно, что исходно серый или коричневый фоновый тон редуцируется до мелких элементов (по: Dürigen, 1897).	Согласно Бишофу (Bischoff, 1984), var. *nigricans* не соответствует полным меланистам, с чем мы согласны. На наш взгляд, ее не следует считать отдельной аберрацией.

Продолжение табл. 6

Латинское название формы в оригинальном написании[1]	Аберрация или морфа / тип расцветки / фенокомплекс			Примечание
	Перевод названия на русский язык[2]	Принятое или **предлагаемое** название	Краткое описание расцветки	
8. *Lacerta agilis* var. *eremioides* Schreiber, 1912	ящуркообразная	*eremioides*	По середине спины на глинистом фоне расположены округлые черные пятна, местами слившиеся в поперечном направлении, с белыми короткими штрихами внутри; бока с «глазками», из которых верхние образуют четкий продольный ряд (по: Schreiber, 1912).	Согласно Шрайберу (Schreiber, 1912), пятна спины несколько напоминают пятна разноцветной ящурки, *Eremias arguta* (Pallas, 1773).
9. *Lacerta agilis* var. *concolor* Schreiber, 1912	одинаковой окраски, одноцветная	*concolor* (= *immaculata*)	Верхняя сторона тела однотонно оливково-коричневая, без следов каких-либо пятен или полос, срединная линия спины и бока туловища несколько темнее (по: Schreiber, 1912).	Описание (см. также Bischoff, 1984) соответствует аберрации *immaculata* (см. выше и Сухов, 1948), поэтому aber. *concolor* рассматривается как младший синоним aber. *immaculata* (см. Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).
10. *Lacerta agilis* aber. *viridocapitilis* Suchow, 1928	зеленоголовая (от лат. viridis — зеленый и лат. capitulum — головка)	*viridocapitilis*	Как типичная форма, но у обоих полов голова и горло до воротника, а также вся спина зеленого цвета, бока, конечности и хвост буровато-коричневые, брюхо белое без пятен (по: Сухов, 1928).	Данная аберрация, по-видимому, невысокого ранга. Возможно, поэтому как сам автор в дальнейшем (см. Сухов, 1948), так и другие исследователи ее не упоминали.
11. *Lacerta agilis* phase *viridinotus* Fuhn, 1967	зеленоспинный (от лат. viridis — зеленый и греч. notos — спина)	*viridinota*[3]	Спина зеленая или оливково-зеленая одноцветная, без пятен [рисунка], бока зеленые с типичным рисунком (по: Fuhn, Vancea, 1964; Fuhn, 1967).	Морфа впервые описана в 1964 г. (Fuhn, Vancea, 1964), но названа позже (Fuhn, 1967). Отмечена только для самцов.
12.		соответствует нашей ***punctato-viridinota*** (см. табл. 7)	Особи *viridinota* с неполным доминированием: зеленая спина в большей или меньшей степени испещрена черным [черными точками] (по: Fuhn, 1967).	По аналогии с aber. *punctato-erythronota* (см. ниже № 15), может быть гибридом между типичной формой и aber. *viridinota*.
13. *Lacerta agilis* phase verte ± uniforme Fuhn, 1967	зеленая более или менее однотонная	соответствует *immaculata* зеленого цвета	Черный рисунок редуцирован до зеленого, более или менее однотонного, цвета (по: Fuhn, 1967).	Автор привел название морфы лишь на французском языке и наблюдал ее только у самцов.
14. *Lacerta agilis* aber. *nigra*[6] [Baranov, Valetsky et Yablokov, 1976]	черная (с блеском)	*nigra*	Абсолютно черные особи без рисунка (Баранов и др., 1976; Баранов, 1984).	Название впервые дано у Баранова и др. (1976). В качестве aber. *nigra* рассматривают меланистов (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004).
15. *Lacerta agilis* aber. *punctatta*[7] [Baranov, Valetsky et Yablokov, 1976]	крапчатая	*punctata* (соответствует нашей ***punctato-erythronota***, см. табл. 7)	Отличается от *erythronota* присутствием мелких темных крапинок по ржаво-коричневому фону спины (Баранов и др., 1976; Баранов, 1984).	Не соответствует описанию *L. punctata* Hablitz, 1785[8]. Название аберрации впервые дано, вероятно, у Баранова и др. (1976). Джевицкий (Drzewicki, 1925) и Сухов (1948) считали таких ящериц гибридами между типичной формой и aber. *erythronota*.

Окончание табл. 6

Латинское название формы в оригинальном написании[1]	Аберрация или морфа / тип расцветки / фенокомплекс			Примечание
	Перевод названия на русский язык[2]	Принятое или **предлагаемое** название	Краткое описание расцветки	
16. *Lacerta agilis* var. *platinumus*[9] [Yablokov, Baranov et Rozanov, 1980]	цвета платины, платиновый	*platini*	Ящерицы цвета платины (Yablokov et al., 1980). Спина и бока серо-коричневого цвета, имеются темная срединная линия и слабо выраженные темные пятна по бокам (Баранов, 1984).	Описание дано только у Баранова (1984), который ссылается на книгу «Прыткая ящерица» (1976), но там эта аберрация не описана. Ее название впервые дано у Yablokov et al. (1980).
17.	красно-серая (от греч. erythros и лат. griseus)	***immaculata erythrogrisea***	Спина ржаво-коричневого цвета, бока однотонно-серые (по: Сухов, 1948).	Сухов (1948) считал таких ящериц гибридами между аберрациями *erythronota* и *immaculata*.
18.		возможно, соответствует *platini* или нашей ***punctato-concolor***	На сером фоне имеются более темная вертебральная полоса и темные пятнышки по бокам (по: Сухов, 1948).	Сухов (1948) считал таких ящериц гибридами между aber. *immaculata* и типичной формой.
19. *Lacerta agilis garzoni* Palacios et Castroviejo, 1975 или *garzoni*-Zeichnungstyp (Bischoff, 1984)	названа в честь испанского натуралиста Гарсона (Jesъs Garzón Heydt)	*garzoni*; как тип рисунка соответствует, по-видимому, *eremioides*	Широкая спинная полоса с крупными поперечными черноватыми пятнами, по краям и центру с белыми штрихами, образующими 3 прерывистые линии, из которых краевые волнистые; на боках 1–2 ряда четких «глазков». Бока у самцов желтовато-зеленые, верх у самок и спина у самцов коричневые; низ зеленовато-желтый (по: Palacios, Castroviejo, 1975).	Согласно Бишофу (Bischoff, 1984), не является самостоятельным подвидом и может рассматриваться в рамках *L. a. agilis* как морфа со специфичным типом рисунка (*garzoni*-Zeichnungstyp), отличающимся наиболее неправильными (беспорядочными) спинными линиями.

[1] Формы приведены в хронологическом порядке их описания, на латинском языке. Исключение составляют морфа № 13, указанная автором названия (Fuhn, 1967) только на французском языке, и морфы № 12, 17 и 18, которым авторы вообще не дали названий, т. к. не считали их самостоятельными.

[2] В сложных случаях в скобках дана этимология названий (лат. — латинский язык, греч. — древнегреческий язык в латинской транслитерации).

[3] Согласно правилам согласования прилагательного с существительным, окончание должно быть «-a» (женский род).

[4] Оригинальное написание этой формы var. *atra* (см. Müller, 1878), но позже ее приводили как var. *atrata* (см. Mertens, Wermuth, 1960; Bischoff, 1984; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004); если ater означает черный, то atratus — также темный, темно-серый, почерневший (Бондарцев, 1954).

[5] Оригинальное написание этой формы var. *melanonota* (см. Dürigen, 1897), но позже ее приводили как var. *melanota* (см. Mertens, Wermuth, 1960; Bischoff, 1984; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004); в данном случае греческим словообразующим элементом является melan-, к которому вторая греческая основа присоединяется при помощи буквы «o».

[6] Для полностью черных ящериц в современной литературе (Баранов и др., 1976) было использовано название aber. *nigra*, представляющееся удачным.

[7] Слово *punctata* авторы писали то с удвоенным «t» (Баранов и др., 1976; Яблоков и др., 1981 а; Баранов, 1984), то с одним (Баранов, 1982, 1988); последнее правильнее.

[8] В литературе (см. Никольский, 1915; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004) год описания *L. punctata* приводится по работе К. Габлица (Hablizl, 1789), но это перевод на немецкий язык книги того же автора, изданной впервые на русском языке в 1785 г.; описание этой формы следующее: зеленая ящерица с черными на спине пятнами (Габлиц, 1785: 195).

[9] Var. *platinumus* является во всех отношениях неудачным названием: платина (platinum) имеет серовато-белый (серебристый) цвет, к тому же в латинском языке прилагательное обычно образуют от основы существительного и согласуют в роде с употребляемым существительным, т. е. вместо *platinumus* правильнее было бы дать *platinea* (platineus — по аналогии с argenteus, plumbeus, aureus, cupreus); позже авторы использовали название *platini* (Яблоков и др., 1981 а; Баранов, 1982, 1984, 1988).

В квадратных скобках даны наши уточнения (в случае переводов) или предположения об авторстве названия, основанные на известной нам литературе.

Таблица 7. Типы расцветки[1] прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*), по нашим данным
Table 7. Coloration pattern types of the sand lizard (*Lacerta agilis*) according to our data

№	Пол	Окраска туловища[2]		Рисунок на боках[3]	Рисунок спины			Тип расцветки / морфа или аберрация	
		спины	боков		линии[4]	пятна	точки[5]	Принятое или **предлагаемое** название[6]	Перевод названия и краткая характеристика
1	♂	vir	vir	–	–	–	–	*immaculata*: ***immaculata concolor***	«Без пятен одноцветная»: рисунок на спине и боках отсутствует, самцы зеленые, реже серые, самки серые, иногда зеленые.
	♀	gri	gri	–	–	–	–		
	♂	**gri**	**gri**	–	–	–	–		
	♀	**vir**	**vir**	–	–	–	–		
	♀	vir	gri	–	–	–	–	***immaculata bicolor*** (точнее, ***immaculata viridi-grisea***)	«Без пятен двуцветная»: рисунок отсутствует, спина зеленая, бока серые.
2	♂	vir	vir	–[7]	–	–	+	***punctato- concolor***	«Крапчатая однотонная»: как *immaculata concolor*, но с точками.
	♀	gri	gri	–[7]	–	–	+		
3	♂	rub	rub	+	–	–	–	*erythronota*	«Красноспинная»: спина без рисунка, не зеленая (красноватых тонов, см. табл. 4, а также темно-бурая, грязно-бурая, оливково-серая, темно-оливковая, коричнево-бурая, табачно-бурая). Бока с типичным рисунком.
	♂	rub	vir	+	–	–	–		
	♂, ♀	rub	**gri**	+	–	–	–		
	♂	bru	vir	+	–	–	–		
	♂	bru	bru	+	–	–	–		
	♀	rub	bru	+	–	–	–		
	♂, ♀	**gri**	**gri**	+	–	–	–		
4	♂	bru	bru	+	–	–	+	*punctata*: ***punctato-erythronota***	«Крапчато-красноспинная»: как *erythronota*, но с точками на спине.
	♂	bru	vir	+	–	–	+		
	♀	**gri**	**gri**	+	–	–	+		
5	♂	vir	vir	+	–	–	–	*viridinota*	«Зеленоспинная»: спина без рисунка, зеленого цвета различных оттенков и интенсивности; бока с типичным рисунком.
	♂	vir	**bru**	+	–	–	–		
	♀	**vir**	**vir**	+	–	–	–		
	♀	**vir**	**bru**	+	–	–	–		
	♀	**vir**	**gri**	+	–	–	–		
6	♂, ♀	vir	vir	+	–	–	+	***punctato-viridinota***	«Крапчато-зеленоспинная»: как *viridinota*, но с точками на спине.
7	♂, ♀	vir	vir	+	–	+	+	***maculata*** (ex.)	«Пятнистая»: с пятнами и точками на спине, но без дорсальных линий; на боках такие же пятна, могут быть и слабо выраженные «глазки».
	♂, ♀	vir	bru	+	–	+	+		
	♂	bru	vir	+	–	+	+		
	♂	bru	bru	+	–	+	+		
	♀	gri	gri	+	–	+	+		
8	♂	vir	vir	+	+	–	–	***lineata*** (ex.)	«Линейчатая»: со светлыми сплошными дорсальными линиями, но без пятен и точек на спине; бока с хорошо выраженным рисунком.
	♂, ♀	vir	gri	+	+	–	–		
	♂, ♀	vir	bru	+	+	–	–		
9	♂	bru	bru	+	+	–	+	***punctato-lineata*** (ex.)	«Крапчато-линейчатая»: как *lineata*, но с точками на спине.
	♂	bru	vir	+	+	–	+		
	♂	vir	bru	+	+	–	+		
	♀	gri	gri	+	+	–	+		
10	♀	bru	bru	+	+	+	+	***quinquelineata*** (ex.)	«Пятилинейчатая»: между срединной и краевыми дорсальными линиями — 2 дополнительные пунктирные линии. На спине — точки и пятна разного размера, бока с мелким рисунком без «глазков» или с хорошо выраженными «глазками».

Окончание табл. 7

№	Пол	Окраска туловища[2]		Рисунок на боках[3]	Рисунок спины			Тип расцветки / морфа или аберрация	
		спины	боков		линии[4]	пятна	точки[5]	Принятое или **предлагаемое** название[6]	Перевод названия и краткая характеристика
11	♀	vir	gri	+	(+)	(+)	–	***catenulata*** (ex. и hyb.)	«В виде цепочки»: вместо светлых дорсальных линий — 1 или 3 пунктирных линии или цепочки из небольших темных пятен; иных пятен и точек на спине нет, бока с типичным рисунком.
	♀	vir	bru	+	(+)	(+)	–		
12	♂, ♀	bru	bru	+	+	(+)	–	***marginata*** (ag.)	«Окаймленная»: 3 светлые пунктирные дорсальные линии окаймлены темными пятнами-штрихами, других пятен и точек на спине нет; бока с типичным рисунком.
	♂	bru	vir	+	+	(+)	–		
13	♂, ♀	bru	bru	+	(+)	(+)	–	*eremioides* (ag.)	«Ящуркообразная»: на спине крупные, слившиеся в поперечном направлении темные пятна, по краям и центру со светлыми штрихами, образующими 3 пунктирные дорсальные линии; на боках 1–2 ряда четких «глазков».
	♂	bru	vir	+	(+)	(+)	–		
14	♂, ♀	bru	bru	+	(+)	(+)	–	***ocellata*** (ag.)	«Глазчатая»: на спине 1, 2 или 3 ряда «глазков», образованных на месте светлых пунктирных рудиментарных дорсальных линий с включением их элементов в «глазки»; на боках «глазки» верхнего ряда крупные, хорошо заметны.
	♂	bru	vir	+	(+)	(+)	–		
15	♂, ♀	vir	bru	+	+	+	–	typica *agilis*	Окраска спины и боков одинаковая или различается, коричневых, зеленых или серых тонов в разных сочетаниях. Спина с двумя (*agilis*) или тремя (*exigua*) светлыми продольными линиями, между которыми расположены одна (*agilis*) или две (*exigua*) полосы с темными пятнами. У «*agilis*» может быть третья (срединная) спинная линия, но она прерывистая и обычно хуже выражена, чем краевые линии. Бока с типичным рисунком из темных и светлых пятен и/или «глазков».
	♂	bru	vir	+	+	+	–		
	♂	vir	vir	+	+	+	–		
	♀	bru	bru	+	+	+	–		
	♀	vir	bru	+	+	+	–		
	♀	bru	**gri**	+	+	+	–		
	♀	**gri**	**gri**	+	+	+	–		
16	♂	bru	vir	+	+	+	–	typica *exigua*	
	♂	**gri**	vir	+	+	+	–		
	♂,♀	vir	vir	+	+	+	–		
	♂,♀	bru	bru	+	+	+	–		
	♂,♀	vir	bru	+	+	+	–		
	♂,♀	vir	**gri**	+	+	+	–		
	♀	**gri**	**gri**	+	+	+	–		

[1] Типы расцветки выделены с учетом только верхней стороны туловища (спины и боков), поэтому морфа *viridocapitilis*, встречавшаяся и в наших выборках, здесь не приводится.

[2] Полужирным шрифтом выделена окраска, отличающаяся от указанной в литературе для известных ранее морф и соответствующего пола.

[3] Рисунок на боках — относительно хорошо выраженный и более или менее типичный.

[4] Линии светлые во всех случаях, кроме аберрации *catenulata*.

[5] Точки на спине указаны как присутствующие только в случаях, когда отсутствуют пятна или если они играют заметную роль в рисунке спины (как у аберраций *maculata* и *quinquelineata*).

[6] Курсивом даны известные названия аберраций и морф, полужирным курсивом — предлагаемые (новые).

[7] Типичный рисунок отсутствует, но имеются немногочисленные точки.

Условные обозначения: (ex., ag., hyb.) — морфа или аберрация отмечена, соответственно, только для восточной группы подвидов, западной группы подвидов или гибридов между *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis*. Признак: + присутствует, — отсутствует, (+) плохо или нетипично выражен («неправильный»).

боков туловища нами выделено 10 фенов (табл. 3), другие исследователи рисунок этой части тела не анализировали.

Рисунок головы мы рассматривали в ограниченном объеме, выделив лишь 6 фенов по пятнам и полосам (табл. 3). Фен захождения краевых спинных линий на голову кроме нас отмечали и другие исследователи (Баранов и др., 1976; Yablokov et al., 1980; Баранов, 1978, 1982, 1984, 1988; Пикулик и др., 1988), причем вначале отрезки линий на голове рассматривались в двух вариантах — прямые и с ответвлением (Баранов и др., 1976). Фены по пятнам головы и захождению на нее срединной спинной полосы выделяли только мы. Для рисунка ушной области в литературе известны 5 фенов, включая отсутствие рисунка (Yablokov et al., 1980; Баранов, 1982, 1984).

Пятнистость брюха указана как вторичный половой признак: для взрослых самок характерно отсутствие пятен на брюшных щитках, а у самцов они обычно имеются[8] (Баранов и др., 1976). Видимо поэтому пятнистость брюха учитывалась многими авторами. А. Б. Стрельцов (1978) рассматривал 7 вариантов этого признака, учитывая, на всех или не на всех щитках средних, крайних или всех рядов брюха имеются пятна, либо они вовсе отсутствуют. А. С. Баранов вначале учитывал лишь присутствие и отсутствие пятнистости на брюшных щитках (Баранов, 1973), а позже вообще отказался от этого признака (Баранов, 1984). Мы рассматривали рисунок брюха, но только в трех вариантах: брюхо густопятнистое (на всех или большинстве щитков имеются несколько мелких пятен или одно большое), редкопятнистое (пятен мало и/или они редко расположены, на небольшой части щитков) и без пятен (табл. 3).

Рисунок хвоста мы анализировали лишь частично: учитывали только линии, причем лишь те, которые являлись продолжением спинных срединной и краевых линий (табл. 3 и 5).

3.4. Типы расцветки

Типичная расцветка прыткой ящерицы подразумевает, прежде всего, характерный рисунок спины (2—3 светлые линии и 1—2 темные полосы с еще более темными пятнами на них) и боков (ряды «глазков» и/или темных и светлых пятен) и определенную их окраску (буро-коричневых или зеленых тонов, с преобладанием зеленого цвета у самцов и буро-коричневого — у самок); рисунок и окраска других частей тела имеют второстепенное значение (табл. 7). Встречаются также расцветки, уклоняющиеся от типичной (аберрации и морфы), характеризующиеся иной окраской и/или отсутствием рисунка на спине (полностью или определенных элементов) или на всей верхней стороне туловища, либо отличающиеся своеобразным рисунком (табл. 6 и 7).

Аберрации и морфы прыткой ящерицы разные исследователи описывали на протяжении более чем 200 лет, под видовыми названиями (например, *Seps ruber* Laurenti, 1768), как аберрации (*L. agilis* aber. *viridocapitilis* Suchow, 1928) или, чаще всего, как вариететы (лат. varietes), т. е. разновидности (*L. agilis* var. *erythronotus* Fitzinger, 1826, *L. agilis* var. *immaculata* Dürigen, 1897 и др.). Полный и точный список морф и аберраций расцветки прыткой ящерицы дать весьма сложно не только из-за чрезвычайной вариабельности вида в пределах его огромного ареала, но также по причине недоступности ряда давних литературных источников и неточности (неполноты) описаний в них разных форм ящериц. На основании доступной нам литературы (Laurenti, 1768; Fitzinger, 1826; Müller, 1878; Bedriaga, 1886; Boulenger, 1887; Dürigen, 1897; Schreiber, 1912; Drzewicki, 1925; Сухов, 1928, 1948;

---

[8] По нашим данным, наличие пятен на брюхе не является четким признаком полового диморфизма, поскольку у части самок они также встречаются, и в некоторых популяциях процент таких самок высок.

Mertens, Wermuth, 1960; Fuhn, Vancea, 1964; Fuhn, 1967; Borcea, 1975; Palacios et Castroviejo, 1975; Баранов и др., 1976; Yablokov et al., 1980; Яблоков и др., 1981 а; Баранов, 1984; Bischoff, 1984; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004 и др.), мы можем дать следующий список морф и аберраций комплекса окраски и рисунка *L. agilis* (табл. 6).

В приведенном списке основными, признаваемыми всеми аберрациями (точнее, морфами) являются *erythronota* (= *rubra*) и *immaculata* (= *concolor*). Отметим, что из последней пары названий чаще всего используется *immaculata*, но не в трактовке Б. Дюригена (Dürigen, 1897), а в соответствии с более поздними описаниями данной морфы (Schreiber, 1912; Fuhn, Vancea, 1964; Fuhn, 1967; Сухов, 1948; Баранов и др., 1976; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004). По Б. Дюригену, у ящериц var. *immaculata* темно-коричневая спинная полоса отделена от темных боков светлыми линиями, тогда как другие авторы отмечают не только отсутствие каких-либо пятен, но и линий, т. е. рисунка вообще (табл. 6).

Ящерицы черного цвета (полные меланисты) встречаются на большей части ареала вида очень редко, а описанные в XIX в. под разными названиями (*atra*, *nigricans*, *melanonota*) темные особи в современных работах вообще не выделяются в отдельные аберрации расцветки. На наш взгляд, последнюю из указанных аберраций можно было бы рассматривать как самостоятельную aber. *melanonota* (табл. 6), по аналогии с хорошо известными морфами *erythronota* и *viridinota*. [9]

Ящериц, соответствующих описанию приведенной нами в таблице 6 аберрации *punctata*, Г. Ф. Сухов (1948: 109) считал «гетерозиготными гибридами» между forma *typica* и aber. *erythronota*[10]. Но этот автор там же сообщил и о гибриде между forma *typica* и aber. *immaculata*, что, возможно, соответствует aber. *platini* или выделенной нами *punctato-concolor*. Различие между вариантом Г. Ф. Сухова и аберрацией *platini* в том, что первый имеет темную вертебральную полосу, а вторая — темную срединную линию; обе эти аберрации имеют темные пятнышки только на боках, в отличие от нашей *punctato-concolor* с точками на боках и спине (табл. 6 и 7).

На наш взгляд, название *punctata* применительно к ящерицам, окрашенным как *erythronota*, но с темными точками на спине, неудачно, поскольку ящерицы с точками вместо пятен встречаются также с отличающейся от *erythronota* окраской спины или всей верхней стороны тела. Более логичным и удобным представляется такой подход, когда название отражает внешний вид морфы (аберрации) и ее связь с родственной морфой, например: *punctato-erythronota*, *punctato-viridinota*, *punctato-lineata*, *punctato-concolor* (табл. 7). С другой стороны, перечисленные формы, скорее всего, являются гибридными[11], с неполным доминированием признаков морф *erythronota*, *viridinota*, *lineata*, *concolor* (*immaculata*). Поэтому вполне правомерны подходы Г. Ф. Сухова (1948) и И. Фуна (Fuhn, 1967), которые не давали гибридам самостоятельных названий. В таком случае не следует выделять такие указанные в литературе аберрации, как *punctata* и, вероятно, *platini*, а гибриды можно обозначать как *typica* x *erythronota* (вместо *punctato-erythronota*) и т. д., и эти названия будут отражать происхождение гибридных аберраций.

---

[9] Поскольку правила Международного кодекса зоологической номенклатуры на морфы и аберрации не распространяются, считаем целесообразным изменить окончания слов *erythronot***us** и *viridinot***us** на ***–a***, согласовав их, таким образом, с женским родом названия *Lacerta agilis* и слов varietas, aberratio и morpha.

[10] В указанной публикации Г. Ф. Сухов не сообщил, на чем основывалось его утверждение о гибридном характере этих ящериц, но оно явно базировалось на данных С. Джевицкого (Drzewicki, 1925, подробнее см. ниже).

[11] По крайней мере *punctato-erythronota*, как показали результаты скрещивания особей морфы *erythronota* с особями типичной расцветки (Drzewicki, 1925). См. также: Сухов, 1948; Fuhn, 1967; Borcea, 1975.

В наших выборках отмечены особи полностью без рисунка, но со спиной и боками не одинаковой однотонной окраски, а различающейся: спина зеленого, бока серого цвета. По этой причине мы разделили морфу *immaculata* на *immaculata concolor* с обычной (одноцветной) окраской и *immaculata bicolor* с двуцветной окраской (табл. 7). Позже мы обнаружили у Г. Ф. Сухова (1948) упоминание ящериц с ржаво-коричневой спиной и однотонно-серыми боками и дали им название *erythro-grisea*, а наших ящериц обозначили как *viridi-grisea*. Обе морфы являются двуцветными и не имеют рисунка, т. е. должны быть отнесены к *immaculata bicolor*. Особей, принадлежащих к *erythro-grisea*, Г. Ф. Сухов (1948) считал гибридами между *erythronota* и *immaculata*. Если это действительно так, тогда *viridi-grisea* должны быть гибридами между *viridinota* и *immaculata*. Впрочем, генетика окраски и рисунка прыткой ящерицы исследована слабо и с уверенностью говорить о гибридной природе рассмотренных выше морф нельзя. Достоверно установлено лишь, что морфа *erythronota* генетически жестко детерминирована и является доминантной (Drzewicki, 1925). Кроме того, высказаны предположения относительно доминантности морф *viridinota* и verte ± uniforme (соответственно Fuhn, 1967 и Borcea, 1975); последняя представляет собой, очевидно, «зеленый» вариант морфы *immaculata*. Следует также отметить, что указанные выше и рассматриваемые ниже морфы и аберрации (как «чистые», так и предположительно гибридные) нередко связаны промежуточными вариантами, и некоторые из них бывает трудно отнести к той или иной морфе (аберрации).

Для удобства оперирования названиями аберраций и морф при статистической обработке и составлении таблиц эти названия можно представить в виде кодов — например, Er или Ery (для *erythronotus*). При обработке и анализе расцветки *L. agilis* в различных популяциях бывает полезным объединение нескольких морф/аберраций в одну группу, например, всех ящериц, имеющих спину зеленого цвета без рисунка или почти без него (см. Свириденко, Кукушкин, 2005). К данной группе можно отнести особей с фенотипом *viridinota* и *punctato-viridinota* (в упомянутой статье такие ящерицы названы соответственно зелеными *erythronotus* и *punctatta*), а также зеленоокрашенных особей, принадлежащих к *immaculata concolor*, *immaculata bicolor* и *punctato-concolor*. Эту группу можно обозначить как Gru, поскольку такая расцветка характерна для западнокавказского подвида — грузинской прыткой ящерицы, *L. a. grusinica* Peters, 1960.

Остановимся несколько подробнее на новых аберрациях и морфах. Все они выделены на основании своеобразного рисунка спины, их краткие описания даны в таблице 7. Морфа *lineata* выделяется достаточно четко. Она напоминает морфу *viridinota*, но с хорошо выраженными тремя светлыми сплошными дорсальными линиями. Встречаются особи с точками между этими линиями, таких ящериц мы обозначаем как *punctato-lineata* (возможно, это гибриды между морфами *lineata* и *typica*). Морфа *maculata* является как бы противоположностью *lineata*: в этом случае отсутствуют все дорсальные линии, но хорошо выражена пятнистость спины. При этом в равной степени характерно наличие как пятен (разного размера), так и точек. Редкая аберрация *catenulata* несколько напоминает морфу *lineata* в том смысле, что рисунок спины состоит из трех продольных элементов. Но на месте светлых срединной и краевых спинных линий расположены соответственно цепочка из небольших темных продолговатых пятен неправильной формы и две пунктирные линии (могут отсутствовать) из темных точек и штриховых пятнышек. Иных элементов рисунка на спине нет.

Редкая аберрация *quinquelineata* в наиболее выраженном виде характеризуется наличием 5 линий на спине: кроме сплошных краевых и сплошной или прерывистой срединной спинных линий имеются две более или менее выраженные пунктирные линии, расположенные между срединной и краевыми. Такие дополни-

тельные линии названы промежуточными. На спине — точки и пятна разного размера (в 1—7 чешуек и более). У ящериц с точками и мелкими пятнами эти элементы рисунка располагаются строго между любыми соседними линиями, а у особей с крупными пятнами последние часто пересекают (прерывают) линии, особенно промежуточные. У особей с мелкими пятнами на спине бока с рисунком из мелких темных и светлых пятен, без «глазков», у остальных ящериц — с хорошо выраженным рисунком из крупных пятен и «глазков». Срединная полоса часто с перемычками и веточками, а в области шеи — с петлями. Отмечены особи, занимающие промежуточное положение между данной аберрацией и типичной *exigua*: у них промежуточные линии выражены только в задней половине туловища и редуцированы до цепочки из 5—6 округлых или вытянутых светлых пятен, прерываемых крупными темными пятнами спины.

Среди ящериц из Карпатского региона мы обнаружили несколько особей с обычной расцветкой боков, но своеобразным рисунком спины, который вначале описали как аберрацию *marginata* («окаймленная»), отличающуюся темными штрихообразными пятнами, вытянутыми с обеих сторон вдоль светлых штрихов трех прерывистых дорсальных линий, при отсутствии иных пятен и точек на спине. Но такой рисунок целесообразнее, по-видимому, рассматривать как крайний вариант рисунка, типичного для подвидов *L. a. agilis* и *L. a. argus*. Возможно, рисунок типа *marginata* является ювенильным, поскольку на фотографиях пиренейского подвида *L. a. garzoni* этот рисунок наблюдали у обеих сеголеток.

В том же Карпатском регионе встречались ящерицы с тремя сравнительно плохо выраженными или неправильными светлыми пунктирными дорсальными линиями и крупными темными пятнами, которые располагались поперек спины, заключая в себя штрих срединной линии и касаясь (или частично окружая) штрихов краевых линий. Такой рисунок напоминал крупнопятнистый вариант рисунка восточного подвида разноцветной ящурки, *Eremias arguta deserti* (Gmelin, 1789), и примерно соответствовал ранее описанному вариетету *eremioides* (табл. 6). Бока у этих ящериц имели хорошо выраженные «глазки», крупные верхние образовывали четкий ряд. Судя по представленным в литературе иллюстрациям и описаниям (Palacios, Castroviejo, 1975; Engelmann et al., 1985; Bischoff, 1988; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004 и др.), рисунок типа *eremioides* весьма характерен для подвидов *L. a. agilis*, *L. a. argus* и особенно для *L. a. garzoni*. Последний подвид признается не всеми систематиками и нередко рассматривается как пиренейская популяция номинативного подвида со своеобразным типом рисунка (Bischoff, 1984, 1988; Gasc et al., 2004 и табл. 6). В нашем распоряжении не было этих ящериц, но, исходя из данных литературы и фотографий О. Аррибаса, можно предположить идентичность или близость морф *eremioides* и *garzoni*. Исследование фолидоза позволило подтвердить подвидовой статус пиренейской прыткой ящерицы (Arribas, 2001).

Кроме того, в Карпатах были выявлены особи, имевшие вдоль хребта (I вариант) и/или по бокам от него (II вариант) соответственно 1 или 2—3 ряда округлых крупных темных пятен со светлым пятнышком внутри (для срединного ряда) или с внешней стороны (для краевых рядов). На боках также были ряды подобных пятен, причем верхний ряд состоял из особенно крупных и четких «глазков». В результате верхняя сторона ящерицы имела четкий глазчатый рисунок, что и определило название морфы — *ocellata* (табл. 7). Аберрация *marginata* и морфа *eremioides*, а также последняя и морфа *ocellata* связаны особями, имеющими промежуточный характер рисунка.

Светлые сердцевины глазчатых спинных пятен морфы *ocellata* представляют собой, очевидно, окруженные слившимися темными пятнами остатки 2—3 пунктирных дорсальных линий. А светлые штрихи, пересекающие по центру темные поперечные спинные пятна морфы *eremioides*, отражают промежуточную стадию этого процесса.

В изученном нами материале и по данным литературы (Drzewicki, 1925; Fuhn, 1967; Borcea, 1975; Баранов и др., 1976; Yablokov et al., 1980; Баранов, 1984 и др.), особи с фенотипами *immaculata*, *erythronota* и *viridinota* (включая разные варианты *punctata*) отмечались у подвидов как восточной, так и западной группы. Аберрации и морфы *maculata*, *lineata*, *punctato-lineata* и *quinquelineata* наблюдались только у ящериц из группы «*exigua*», причем последняя аберрация отмечена лишь у нескольких особей из окр. с. Тамань (Таманский п-ов, Россия). Морфы и аберрации *ocellata*, *eremioides* и *marginata* встречались лишь в группе «*agilis*» и характерны для Карпатского региона. Аберрация *catenulata* выявлена в Крыму (окр. с. Петровка Красногвардейского р-на) у *L. a. exigua* и в Херсонской обл. (окр. с. Новософиевка Голопристанского р-на) в зоне интерградации *L. a. exigua* и *L. a. chersonensis* (табл. 7).

Заметим, что описанная Б. Дюригеном (Dürigen, 1897) var. *albolineata* полностью соответствует описанию рисунка типа «*exigua*»: этот исследователь, очевидно, имел дело с ящерицами из Западной Европы, для которых характерны рисунок типа «*agilis*» и морфа *eremioides*, и рисунок типа «*exigua*» был воспринят им как отклонение от нормы.

Заключение

Предпринятое нами изучение многочисленных литературных источников и анализ изменчивости окраски и рисунка прыткой ящерицы (*L. agilis*) на большом материале (4370 экз.), охватывающем все обитающие в Украине подвиды, позволило:

1. Осуществить ревизию терминологии, связанной с изменчивостью окраски и рисунка, морфами и аберрациями расцветки покровов.
2. Усовершенствовать схему описания и анализа элементов расцветки, в том числе выделить 64 не описанных ранее фена рисунка и окраски различных частей тела. Результаты разработки терминологии и схемы описания элементов расцветки покровов прыткой ящерицы могут быть использованы и при изучении других видов рептилий.
3. Дать аннотированный список морф и аберраций комплекса окраски и рисунка прыткой ящерицы (всего 31 единица, включая гибридные формы, 7 синонимов и 2 типичные морфы), в том числе описать и назвать 9 новых морф и аберраций.

Представленный нами список аберраций и морф прыткой ящерицы (табл. 6 и 7) не является исчерпывающим, поскольку рассматривались популяции сравнительно небольшой части ареала вида. Изучение изменчивости расцветки *L. agilis* в популяциях из центров формообразования вида (Кавказ, Балканы) может существенно увеличить количество известных морф и аберраций. С другой стороны, в результате дальнейших исследований количество выделенных нами морф может сократиться — прежде всего, за счет гибридных вариантов, выделение которых в самостоятельные морфы может быть признано нецелесообразным[12]. Кроме того, в дальнейшем могут быть обнаружены серии промежуточных вариантов расцветки, из-за чего выделение некоторых морф станет затруднительным и нерациональным. Наконец, в этой классификационной схеме могут возникнуть изменения вследствие иной возможной интерпретации некоторых из описанных нами вариантов расцветки.

Выражаем глубокую признательность О. В. Кукушкину (Карадагский природный заповедник, АР Крым, Украина), В. Н. Пескову и А. Ю. Малюк (Институт зоологии НАН Украины, Киев) за любезное предоставление собранных ими ящериц, Е. М. Писанцу, В. И. Радченко (Киев, Украина), В. Ф. Орловой и Е. А. Дунаеву (Москва, Россия) за предоставленную возможность работать с коллекционными фондами зоологических музеев ННПМ и МГУ, А. С. Баранову (Москва, Россия) за уточнение ряда вопросов по своим публикациям, О. Аррибасу (O. Arribas, Барселона, Испания) за присланные фотографии *L. a. garzoni*, О. Аррибасу, У. Фрицу (U. Fritz, Дрезден, Германия), М. Карретеро

[12] Рациональность такого выделения уже сейчас вызывает у нас определенные сомнения. Вместе с тем многие предположительно гибридные морфы хорошо идентифицируются, к тому же уже был прецедент выделения аберрации *punctata* (по нашей номенклатуре — *punctato-erythronota*), достоверно соответствующей гибриду между морфами *erythronota* и *typica*, и мы лишь завершили процесс наименования остальных морф, имеющих предположительно гибридное происхождение.

(M. Carretero, Вайран (Vaira#o), Португалия), В. Перес-Мелладо (V. Pérez-Mellado, Саламанка, Испания), А. И. Зиненко (Харьков, Украина и Брауншвейг, Германия), С. Л. Кузьмину, В. Ф. Орловой и Д. В. Семенову (Москва, Россия) за пересылку копий публикаций, отсутствующих в украинских библиотеках, П. В. Пучкову (Киев, Украина) за помощь с переводом некоторых текстов и Н. Б. Ананьевой (Санкт-Петербург, Россия) за рецензирование статьи. Особенно мы благодарны Е. С. Ройтбергу (E. Roitberg, Галле, Германия) за перевод описаний Б. Дюригена (Dürigen, 1897), детальное ознакомление с рукописью и ценные советы и замечания.

Банников А. Г., Даревский И. С., Ищенко В. Г. и др. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. — М. : Просвещение, 1977. — 415 с.

Баранов А. С. Особенности окраски прыткой ящерицы Европейской части СССР и Закавказья // Вопросы герпетологии : Автореф. докл. / Третья Всесоюз. герпетол. конф. — Л. : Наука, 1973. — С. 25—27.

Баранов А. С. Выделение фенов по окраске у рептилий (на примере прыткой ящерицы) // Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. науч. сб. — Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. — Вып. 5 (7). — С. 68—72.

Баранов А. С. Феногеография и реконструкция истории вида // Фенетика популяций. — М. : Наука, 1982. — С. 201—214.

Баранов А. С. Фенетический анализ структуры вида (на примере изучения окраски прыткой ящерицы — Lacerta agilis L.) : Дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1984. — 190 с.

Баранов А. С. Маркировка фенами разного масштаба внутривидовых группировок разного ранга // Фенетика природных популяций: Сб. науч. тр. / Отв. ред. А. В. Яблоков. — М. : Наука, 1988. — С. 170—177.

Баранов А. С., Валецкий А. В., Яблоков А. В. и др. Морфология // Прыткая ящерица : Монографическое описание вида / Отв. ред. А. В. Яблоков. — М. : Наука, 1976. — С. 96—140.

Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М. С. Гиляров. — М. : Сов. энцикл., 1986. — 832 с.

Бондарцев А. С. Шкала цветов : Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях. — М. : Изд-во АН СССР, 1954. — 28 с.

Габлиц К.-Л. -И. Физическое описание Таврической области по ее местоположению и по всем трем царствам природы. — СПб. : Импер. типография у Ивана Вейтбрехта, 1785. — 198 с.

Даревский И. С., Щербак Н. Н., Петерс Г. и др. Систематика и внутривидовая структура // Прыткая ящерица: Монографическое описание вида / Отв. ред. А. В. Яблоков. — М. : Наука, 1976. — С. 53—95.

Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц Lacerta agilis L., 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b. — СПб, 2004. — 108 с. + 8 с. вклейки.

Котенко Т. И., Таращук С. В. Новый в фауне СССР подвид прыткой ящерицы — Lacerta agilis euxinica Fuhn et Vancea, 1964 (Reptilia, Lacertidae) // Вестн. зоологии. — 1982. — № 6. — С. 33—37.

Ларина Н. И. Общие проблемы и методы фенетических исследований // Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. науч. сб. — Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. — Вып. 5 (7). — С. 12—22.

Никольский А. М. Пресмыкающиеся (Reptilia). Т. 1. Chelonia и Sauria. — Петроград, 1915. — 534 с. + 9 л. рис. — (Фауна России и сопредельных стран).

Новоженов Ю. И. Географическая изменчивость и популяционная структура вида // Фенетика популяций. — М. : Наука, 1982. — С. 78—90.

Пикулик М. М., Бахарев В. А., Косов С. В. Пресмыкающиеся Белоруссии. — Минск : Наука и техника, 1988. — 167 с.

Ройтберг Е. С. Дискретные вариации фолидоза прыткой и полосатой ящериц (Lacerta agilis et L. strigata) Дагестана // Герпетологические исследования на Кавказе. — 1987. — С. 131—138. — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР ; Т. 158).

Свириденко Е. Ю., Кукушкин О. В. К морфологической характеристике прыткой ящерицы (Lacerta agilis tauridica Suchow, 1927) юго-западной части Крымского нагорья // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны : Материалы Юбил. науч.-практ. конф. — Курск, 2005. — С. 348—352.

Словарь иностранных слов. — 13-е изд., стереотип. — М. : Рус. яз., 1986. — 608 с.

Словарь русского языка. — 3-е изд., стереотип. — М. : Рус. яз., 1985—1988. — 4 т.

Стрельцов А. Б. Некоторые результаты и перспективы фенетических исследований прыткой ящерицы в Калужской области // Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. науч. сб. — Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. — Вып. 5 (7). — С. 120—123.

Сухов Г. Ф. Матеріяли до вивчення герпетофауни Полтавщини // Зб. Полтав. держ. музею. — 1928. — **1**. — С. 5—10.

Сухов Г. Ф. Обзор ящериц подрода Lacerta (Sauria), встречающихся в СССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1948. — **7**, вып. 3. — С. 101—117.

Тимофеев-Рессовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. — 1973. — № 5. — С. 40—51.

Турутина Л. В. Изучение пространственно-генетической внутрипопуляционной структуры двух видов позвоночных животных (Lacerta agilis L., Clethrionomys glareolus Schreb.) фенетическим методом // Фенетика популяций. — М. : Наука, 1982. — С. 174—187.

Турутина Л. В., Подмарев В. И. Территориальное распределение фенов и выделение генетико-пространственных группировок в популяции прыткой ящерицы (Lacerta agilis L.) // Физиологическая и популяционная экология животных : Межвуз. науч. сб. — Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1978. — Вып. 5 (7). — С. 72—77.

Щербак Н. Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма = Herpetologia Taurica. — Киев : Наук. думка, 1966. — 240 с.
Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Географическая изменчивость неметрических признаков окраски прыткой ящерицы (Lacerta agilis L.) // Вестн. зоологии. — 1981 а. — № 2. — С. 14—21.
Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Популяционная структура вида (на примере Lacerta agilis L.) // Журн. общ. биол. — 1981 б. — **42**, № 5. — С. 645—656.
Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Реконструкция микрофилогенеза вида (на примере изучения прыткой ящерицы — Lacerta agilis) // Вестн. зоологии. — 1981 в. — № 3. — С. 11—16.
Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. — М. : Высш. шк., 1985. — 160 с.
Arribas O. Morphology and taxonomic revalidation of Lacerta agilis garzoni Palacios and Castroviejo, 1975 // Mediterranean basin lacertid lizards: a biological approach / Eds L. Vicente, E. G. Crespo. — Lisboa : ICN, 2001. — P. 39—49.
Bischoff W. Lacerta agilis Linnaeus 1758 — Zauneidechse // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Band 2/I Echsen II (Lacerta) / Ed. W. Bohme. — Wiesbaden : Aula, 1984. — S. 23—68.
Bischoff W. Zur Verbreitung und Systematic der Zauneidechse, Lacerta agilis Linnaeus, 1758 // Biologie und Schutz der Zauneidechse (Lacerta agilis) / Eds D. Glandt, W. Bischoff. — Bonn, 1988. — S. 11—30. — (Mertensiella : N 1).
Bedriaga J. Beiträge zur Renntnis der Lacertiden-familie (Lacerta, Algiroides, Tropidosaura, Zerzunia und Bettaia) // Abhand. Senckenb. naturf. Gesellschaft, Frankfurt a. M. — 1886. — Bd 14, N 2. — 427 S.
Borcea M. Consideraţii asupra polimorfismului genetic la citeva populaţii de Lacerta agilis chersonensis Andrzejowski din Moldova // Stud. şi cercetari de Biologie. Ser. Biol. Animală. — 1975. — **27**, N 4. — P. 313—316.
Boulenger G. A. Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). — 2-nd ed. — London, 1887. — **3**. — 12 + 575 p. + 40 sheets of figs.
Drzewicki S. Sur le croisement entre les lézards Lacerta agilis L. forma typica et Lacerta agilis var. erythronotus Fitzing // Comptes Rendus Hebdomadaires ... Sociéte de biologie, Paris. — 1925. — **93**, N 2. — P. 1631—1632.
Dürigen B. Deutschlands Amphibien und Reptilien. — Magdeburg : Creutz, 1897. — 676 S.
Engelmann W.-E., Fritzsche J., Günter R., Obst F. J. Lurche und Kriechtiere Europas. — Leipzig ; Radebeul : Neumann Verlag, 1985. — 420 S.
Fitzinger L. I. Neue Classification der Reptilien nach ihrem natürlichen Verwandtschaften. — Wien : Heubner 1826. — 7 + 66 S.
Fritz U. Die Europäische Sumpfschildkrxte (Emys orbicularis). — Bielefeld : Laurenti-Verlag, 2003. — 224 S.
Fuhn I. E. Observations concernant le polymorphisme génétique et la prolificité dans une population de Lacerta agilis chersonensis Andrz // Rev. Roum. Biol. Ser. Zool. — 1967. — **12**, N 4. — P. 229—232.
Fuhn I. E., Vancea Ct. Die innerartliche Gliederung der Zauneidechse (Lacerta agilis) in Rumänien (Reptilia, Lacertidae) // Senckenb. biol. — 1964. — **45**, N 3/5. — S. 469—489.
Gasc J.-P., Cabela A., Crnobrnja-Isailovic J. et al. (eds). Atlas of amphibians and reptiles in Europe. — 2-nd ed. — Paris : Soc. Europ. Herp., MNHN & SPN, 2004. — 516 p.
Hablizl. Physicalische Beschreibung der Tairischen Statthalterschaft nach ihrer Lage und allen drei Naturreichen. Aus dem Russischen übersetzt von L. Guckenberger. — Hannover; Osnabrük, 1789. — 10 + 386 S.
Kalyabina-Hauf S. A., Milto K. D., Ananjeva N. B. et al. Reevaluation of the status of Lacerta agilis tauridica Suchov, 1926 // Russ. J. Herpetol. — 2004. — **11**, N 1. — P. 65—72.
Laurenti J. N. Specimen medicum, exhibens synopsin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum. — Viennæ, 1768. — 2 + 214 + 1 pp. + 5 plts.
Mertens R., Wermuth H. Die Amphibien und Reptilien Europas. — Frankfurt am Main: Verlag Waldemar Kramer, 1960. — 264 S.
Müller F. Katalog der im Museum und Universitätskabinet zu Basel aufgestellten Amphibien und Reptilien nebst Anmerkungen // Verhand. Naturf. Gesellschaft in Basel. — 1878. — **6**, N 4. — S. 559—709.
Palacios F., Castroviejo J. Descriptión de una nueva subespecie de lagarto ágil (Lacerta agilis garzoni) de los Pirineos // Docana, Acta Vertebrata. — 1975. — **2**, N 1. — P. 5—24.
Schreiber E. Herpetologia europaea. Eine systematische Bearbeitung der Amphibien und Reptilien welche bisher in Europa aufgefunden sind. — Jena : Verlag von Gustav Fischer, 1912. — 960 S.
Tuniyev S. B., Tuniyev B. S. Intraspecific variation of the sand lizard (Lacerta agilis) from the Western Caucasus and description of a new subspecies Lacerta agilis mzymtensis ssp. nov. (Reptilia: Sauria) // Russ. J. Herpetol. — 2008. — **15**, N 1. — P. 55—66.
Yablokov A. V., Baranov A. S., Rozanov A. S. Population structure, geographic variation, and microphylogenesis of the Sand lizard (Lacerta agilis) // Evolutionary biology / Eds M. K. Hecht, W. C. Steere, B. Wallace — New York ; London : Plenum Publishing Corporation, 1980. — **12**. — P. 91—127.